

(5)
OCP

INFORMATION REPORT INFORMATION REPORT

CENTRAL INTELLIGENCE AGENCY

This material contains information affecting the National Defense of the United States within the meaning of the Espionage Laws, Title 18, U.S.C. Secs. 793 and 794, the transmission or revelation of which in any manner to an unauthorized person is prohibited by law.

C-O-N-F-I-D-E-N-T-I-A-L

25X1

COUNTRY USSR

REPORT

SUBJECT Soviet Scientific Publications

DATE DISTR.

9 May 1960

NO. PAGES

2

REFERENCES

RD

DATE OF
INFO.

25X1

PLACE &
DATE ACQ

FIELD REPORT NO.

25X1

SOURCE EVALUATIONS ARE DEFINITIVE. APPRAISAL OF CONTENT IS TENTATIVE.

1. Soviet Russian-language publications

- a. Trudy Instituta Fiziki Zemli (Works of the Institute of Physics of the Earth), No. 6(173), entitled Seismicheskaya Razvedka (Seismological Research), which contains 374 pages, is dated 1959, and was published by the Academy of Sciences of the USSR.
- b. Trudy Instituta Geografii (Works of the Institute of Geography), No. 77, entitled Materialy po Geomorfologii i Paleogeografii SSSR (Material on the Geomorphology and Paleogeography of the USSR), Issue No. 21, and sub-titled Raboty po Sporovo-Pyltsevomu Analizu (Works on Cryptogamous Pollen Analysis), which contains 198 pages, is dated 1959, and was published by the Academy of Sciences of the USSR.
- c. Trudy Instituta Mikrobiologii (Works of the Institute of Microbiology), No. 6, entitled Fiziologiya i Biokhimiya Mikroorganizmov (The Physiology and Biochemistry of Microorganisms), which contains 285 pages, is dated 1959, and was published by the Academy of Sciences of the USSR.
- d. Trudy Instituta Fiziologii imeni I.P. Pavlova (Works of the Institute of Physiology i/n I.P. Pavlov), No. 8, entitled Voprosy Fiziologii i Patologii Nervnoy Sistemy (Questions on the Physiology and Pathology of the Nervous System), which contains 627 pages, is dated 1959, and was published by the Academy of Sciences of the USSR.
- e. Trudy Moskovskogo Ordena Lenina Energeticheskogo Instituta (Works of the Moscow Order of Lenin Power Institute), No. 27, entitled Teoreticheskaya

C-O-N-F-I-D-E-N-T-I-A-L

STATE	X	ARMY	X	NAVY	X	AIR	X	NSA	X	FBI		NIC	X		
(Note: Washington distribution indicated by "X"; Field distribution by "#".)															

INFORMATION REPORT INFORMATION REPORT

C-O-N-F-I-D-E-N-T-I-A-L

-2-

25X1

Elektrotehnika, Elektrovakuumnaya Tekhnika i Priborostroyeniye
(Theoretical Electrical Engineering, Electrovacuum Techniques, and
Instrument Construction), which contains 367 pages, is dated 1958,
and was published by the State Power Publishing House.

2. When separated from the covering report, the documents may be considered
as UNCLASSIFIED.

25X1

C-O-N-F-I-D-E-N-T-I-A-L

ТРУДЫ МОСКОВСКОГО ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ТРУДЫ
МОСКОВСКОГО ОРДЕНА ЛЕНИНА
ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ВЫПУСК
X XVII

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭЛЕКТРОТЕХНИКА,
ЭЛЕКТРОВАКУУМНАЯ ТЕХНИКА
И ПРИБОРОСТРОЕНИЕ

ВЫПУСК
X XVII

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ СССР

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ТРУДЫ
МОСКОВСКОГО ордена ЛЕНИНА
ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Выпуск XXVII

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭЛЕКТРОТЕХНИКА,
ЭЛЕКТРОВАКУУМНАЯ ТЕХНИКА
И ПРИБОРОСТРОЕНИЕ



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА 1958 ЛЕНИНГРАД

Редакторы *И. В. Антик* и *Р. И. Кареев*
Техн. редактор *Г. Е. Жарионов*

Сдано в пр-во 4/VI 1957 г. Подп. к печ. 10/IV 1958 г.
Формат бумаги 60×92¹/₁₆ 23 п. л.
Уч.-изд. л. 23 Т-03574 Тираж 1000
Бесплатно Зак. 546

Типография Госэнергоиздата.
Москва, Шлюзовая наб., 10.

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ОБЩАЯ ЭЛЕКТРОТЕХНИКА

НАПРЯЖЕНИЕ, ЭЛЕКТРОДВИЖУЩАЯ СИЛА И РАЗНОСТЬ ПОТЕНЦИАЛОВ

Доктор техн. наук, проф. К. М. Поливанов

1. Существующие терминологические затруднения

Терминологии в области электротехники и, в частности, в области основных понятий, с которыми приходится встречаться в разнообразных отделах электротехники, было посвящено немало работ.

Однако до настоящего времени не существует общепринятых определений, общепринятой единой терминологии как в среде советских электротехников, так и в иностранной электротехнической литературе. Как это ни странно, но наиболее резкие расхождения встречаются при определении таких основных понятий, как «напряжение», «электродвижущая сила (э. д. с.)» и «разность потенциалов»¹. Хотя на всех языках для этих понятий существуют различные термины², однако в литературе иногда встречаются указания на то, что напряжение и разность потенциалов или напряжение и э. д. с. суть понятия, всегда тождественно совпадающие. Тем самым признается излишним существование трех терминов.

Часто термину э. д. с. дается чисто качественное определение: это причина электрического происхождения, могущая обусловить электрический ток. Не совсем понятно, как, придерживаясь этого последнего определения, можно говорить о том, что, например, э. д. с. нормального элемента определяется числом вольт с точностью до четвертого знака.

¹ В электротехнической комиссии при Комитете технической терминологии АН СССР, работавшей под председательством чл.-корр. К. А. Круга, только по этим терминам не пришли к единодушному соглашению. Точка зрения, предлагаемая здесь, разделялась К. А. Кругом, В. Ю. Ломоносовым и отчасти Л. А. Жекулиным и Э. А. Мееровичем. Публикуемая работа обсуждалась в названной комиссии в 1947—1948 гг. В дальнейшем работы по терминологии не прекращались. Один из последних этапов представлен в следующей публикации: Терминология теоретической электротехники, „Электричество“, 1957, № 6, стр. 14.

² Англ.: voltage, electro-motive force, potential difference, фр.: tension électrique, force électromotrice, différence de potentiel; нем.: elektrische Spannung, elektro-motorische Kraft, и т. д.

Интересно заметить, что, несмотря на существование таких разногласий, когда дело доходит до практических случаев, очень редко возникают недоразумения. Но все же возникают: известны попытки объяснить поверхностный эффект различием потенциалов внутренних и внешних слоев проводника; существуют затруднения в определении падения напряжения или полного сопротивления в случае сложных электромагнитных взаимодействий; встречаются ошибки в истолковании показаний вольтметров, когда соединительные провода находятся в переменном магнитном поле, и т. п. В более простых случаях, напротив, независимо от того, как определяются понятия «э. д. с.» и «напряжение», электротехники легко понимают друг друга, когда говорят, например, о том, что вольтметр измеряет не э. д. с., а величину, меньшую, а именно э. д. с. минус падение напряжения (рис. 1), и т. п.

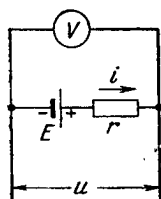


Рис. 1. Вольтметр измеряет э. д. с. минус падение напряжения.

Мне казалось бы уместным вспомнить здесь анекдот, приведенный в одной статье, посвященной терминологии:

Учитель: что такое омар (морской рак)?

Ученик: Красная рыба, плавающая задом наперед.

Учитель: Во-первых, омар не рыба, во-вторых, живой омар не бывает красным, в-третьих, он не плавает; но из твоего ответа я вижу, что ты превосходно знаешь, что такое омар.

2. Напряжение

Все рассматриваемые здесь понятия («напряжение», «разность потенциалов», «э. д. с.») определяют работу, которая может быть совершена при переносе электрического заряда.

В соответствии с наиболее широко принятым словоупотреблением целесообразно считать самым общим понятием напряжение, определяя его так:

Напряжение есть мера работы, которую могут совершить силы, действующие на заряд, при переносе единичного заряда, или, другими словами, оно равно отношению работы, совершаемой при переносе заряда силами, действующими на заряд, к величине этого заряда.

Сказанное можно выразить такой математической записью:

$$u_{ab} = \int_a^b \mathbf{E} d\mathbf{l}, \quad (1)$$

По пути l

где

$$\mathbf{E} = \lim_{q \rightarrow 0} \frac{\mathbf{F}}{q}, \quad (2)$$

можно назвать в самом широком смысле слова электрической напряженностью, выражаемой через силу \mathbf{F} , действующую на заряд q .

Уравнение (1) выражает напряжение между точками a и b , определяемое для пути l .

В большом числе случаев (но далеко не всегда) совершаемая работа не зависит от пути переноса заряда и определяется только положением начальной и конечной точек. При этом, разумеется, можно говорить о напряжении между двумя точками. Если же работа зависит от пути переноса, можно говорить лишь о напряжении вдоль данного пути, соединяющего рассматриваемые точки.

Заметим, что вольтметр, как правило, всегда показывает напряжение между точками присоединения проводов вольтметра вдоль пути, по которому проходят его соединительные провода.

Понятие напряжения может быть применено и к замкнутому контуру. В последнем случае напряжение равно работе, которая может быть совершена при переносе единичного заряда вдоль этого замкнутого контура, или

$$u = \oint_l \mathbf{E} d\mathbf{l}. \quad (3)$$

Здесь в отличие от уравнения (1) интеграл берется вдоль замкнутого контура по пути l .

3. Разность потенциалов и потенциал

Когда работа, совершаемая при переносе заряда, не зависит от пути, а определяется только положением начальной и конечной точек, она может быть выражена как разность некоторых скалярных функций, приписываемых каждой точке пространства и называемых потенциалами этих точек или их потенциальными функциями.

Разность потенциалов точек a и b равна работе, совершаемой силами поля при переносе единичного заряда из первой точки во вторую:

$$u_{ab} = \varphi_a - \varphi_b = \lim_{q \rightarrow 0} \frac{A}{q}. \quad (3a)$$

Здесь A — работа, совершаемая при переносе заряда q ; φ_a и φ_b — потенциалы точек a и b .

Сказанным потенциал определяется лишь с точностью до постоянной, входящей в качестве слагаемого (аддитивная постоянная) и одинаковой для φ_a и для φ_b . Эта постоянная может быть произвольной, поскольку она исчезает при вычислении разности.

Как известно, выбор этой постоянной обычно производится так: потенциалу какой-либо точки приписывается произвольное, но определенное значение. При этом можно принять следующее определение: потенциал какой-либо точки равен разности потен-

циалов этой точки и точки, потенциал которой принимается равным нулю.

Приведенные выше определения разности потенциалов и потенциала составлены «в обход» прямого, чисто математического определения: потенциал это такая функция, градиент которой равен напряженности поля, взятой со знаком минус.

Конечно, необходимо иметь в виду то, что далеко не во всех случаях напряженность поля может быть выражена как минус градиент потенциала. Это именно те случаи, когда работа, совершаемая при переносе заряда из одной точки в другую, зависит от пути переноса, т. е. те случаи, в которых понятие напряжения нельзя заменить более частным понятием разности потенциалов.

Заметим, что с практической точки зрения обычно безразлично, можно ли данное напряжение выразить как разность потенциалов или нельзя: в самом деле, если неоновая лампочка начинает ярко светиться при напряжении 60 в, то не все ли равно, можно ли эти 60 в представить как разность потенциалов (например, в случае присоединения лампы к аккумулятору или к городской сети переменного тока, как это показано на рис. 2

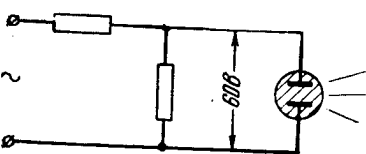


Рис. 2. Неоновая лампа присоединена к аккумулятору.

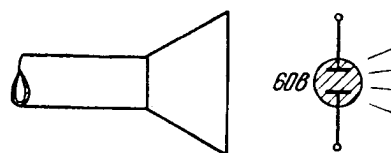


Рис. 4. Неоновая лампа в поле электромагнитной волны.

и 3) или нельзя (например, при расположении лампы в поле излучающей антенны или у выхода радиоволновода, как показано на рис. 4).

В дальнейшем будет приведен ряд других, более подробно разбираемых примеров.

Единственный вид электрического поля, в котором работа сил не зависит от пути, это поле электрических зарядов, действующих в соответствии с законом Кулона:

$$E_{кул} = k \frac{q}{r^3} \mathbf{r}. \quad (4)$$

Здесь k —постоянная, зависящая от выбора системы единиц; q —заряд; \mathbf{r} —радиус-вектор, проведенный из точки расположения заряда в точку наблюдения; r —модуль того же радиус-вектора. При наличии не одного заряда q , а нескольких зарядов, а также при наличии диэлектриков, связанные заряды которых также

могут участвовать в создании поля, результирующая напряженность кулоновского потенциального поля

$$\mathbf{E}_{кул} = k \Sigma \frac{q\mathbf{r}}{r^3}, \quad (5)$$

- где суммирование распространяется на все свободные и связанные заряды¹.

Имея в виду сказанное, всегда можно определить разность потенциалов как работу, совершаемую при переносе единичного заряда кулоновской напряженностью поля:

$$\varphi_a - \varphi_b = \int_a^b \mathbf{E}_{кул} d\mathbf{l}. \quad (6)$$

Как хорошо известно, работа, совершаемая в кулоновском поле при переносе заряда по замкнутому пути, равна нулю:

$$\oint \mathbf{E}_{кул} d\mathbf{l} = 0. \quad (7)$$

4. Электродвижущая сила

В соответствии с данными выше определениями [см. (1) и (6)] различие между напряжением и разностью потенциалов может возникнуть только в том случае, когда сила, действующая на единичный заряд², отличается от кулоновской напряженности поля, другими словами, когда существуют силы некулоновского происхождения или сторонние силы. Отношение сторонней силы, действующей на заряд, к величине этого заряда, или, точнее, предел этого отношения, принято называть сторонней напряженностью поля:

$$\mathbf{E}_{стор} = \lim_{q \rightarrow 0} \frac{\mathbf{F}_{стор}}{q}. \quad (8)$$

Сторонняя напряженность поля всегда может быть определена как разность между полной напряженностью поля (или силой, действующей на единичный заряд) и кулоновской составляющей напряженности поля:

$$\mathbf{E}_{стор} = \mathbf{E} - \mathbf{E}_{кул}. \quad (9)$$

¹ В случае надобности, конечно, можно перейти к интегральному выражению $\mathbf{E}_{кул}$ через распределенный объемный заряд.

² Т. е. по уравнению (2):

$$\mathbf{E} = \lim_{q \rightarrow 0} \frac{\mathbf{F}}{q}.$$

На существовании сторонних сил основана вся электротехника, так как под действием кулоновских сил может происходить только соединение (а не разделение) зарядов и, следовательно, всегда будет происходить только выравнивание всех потенциалов.

Несколько упрощая, можно сказать, что почти любое типичное электротехническое устройство содержит источник (генератор), в котором происходит разделение зарядов, движущихся внутри источника под действием сторонних сил навстречу силам кулоновским. Заряды, разделенные внутри источника, движутся во внешней цепи под действием кулоновских сил, стремясь восстановить нарушенное равновесие. При этом заряды способны преодолевать препятствия, поставленные на их пути, тем самым совершая под действием кулоновских сил полезную работу.

Работу, которую могут совершить сторонние силы при переносе единичного заряда по данному пути l , определим как электродвижущую силу (э. д. с.), действующую на этом пути (\mathcal{E}).

Очевидно, что этому определению соответствует следующая математическая формулировка:

$$\mathcal{E} = \int_l \mathbf{E}_{\text{стор}} d\mathbf{l}, \quad (10)$$

где круглой буквой \mathcal{E} обозначена э. д. с.¹

Заметим, что такое определение э. д. с. вполне соответствует распространенному на практике словупотреблению; в известной мере э. д. с. в том смысле слова, который ему здесь приписывается, может рассматриваться и как причина движения электричества (или электрического тока) в электротехнических установках, поскольку, конечно, в них всегда существуют источники э. д. с. (генераторы). Однако принимать в качестве основного определения такую качественную характеристику роли э. д. с. представляется неудачным, особенно, имея в виду, что по существу дела, когда говорится о причине движения зарядов, то за нее последовательнее было бы принимать просто напряженность поля.

5. Примеры сторонних напряженностей поля

В общем случае целесообразно выделить из результирующей напряженности поля три слагаемых, которые определяются по классическим законам электродинамики. Первая из них — это кулоновская напряженность поля, выражаемая как $-\text{grad } \varphi$ (рис. 5); вторая — это напряженность поля, возникающая при движении в магнитном поле (рис. 6); она выражается как векторное произведение скорости на магнитную индукцию $[\mathbf{v}\mathbf{B}]$ и может быть названа генераторной напряженностью; третья слагающая может быть названа трансформаторной (рис. 3). Очень

¹ Чтобы избежать применения особого шрифта, можно рекомендовать в качестве символа для э. д. с. применять русскую букву \mathcal{E} .

существенно обратить внимание на то, что она может существовать в области пространства, где

$$\mathbf{B} = \frac{\partial \mathbf{B}}{\partial t} = -\text{grad } \varphi = 0.$$

Именно такие условия осуществляются вблизи очень длинного соленоида с переменным током (или в случае тороида). Существование в этой области напряженности поля, отличной от нуля, легко обнаружить, охватывая соленоид короткозамкнутым витком: в нем возникает ток. Эта слагающая напряженности поля может быть выражена как минус производная по времени от векторного потенциала $-\partial \mathbf{A}/\partial t$.

Все три слагаемых выражаются уравнением

$$\mathbf{E} = -\text{grad } \varphi + [\mathbf{v}\mathbf{B}] - \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial t}, \quad (11)$$

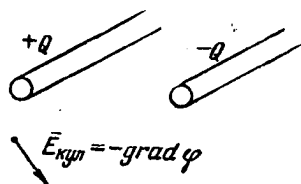


Рис. 5. Потенциальное поле (заряженные провода, конденсатор и т. п.).

приведенным в несколько иных обозначениях в классическом трактате Максвелла (п. 599). Важно здесь же заметить, что в соответствии со вторым уравнением Максвелла интеграл по замкнутому контуру от второй и третьей слагаемых всегда равен скорости убывания магнитного потока, сцепленного с контуром интегрирования (закон электромагнитной индукции), или, формулируя сказанное математически:

$$\oint \mathbf{E} d\mathbf{l} = -\frac{d\Phi}{dt}. \quad (12)$$

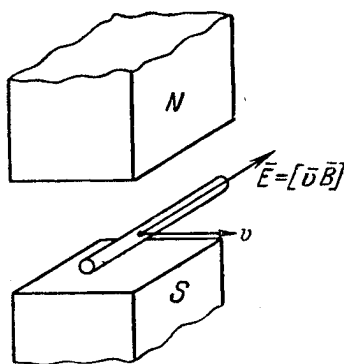


Рис. 6. Поле в электрической машине с движущимися проводниками (генератор и др.).

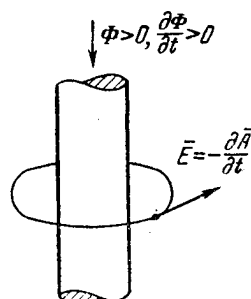


Рис. 7. Поле вокруг сердечника с переменным потоком (трансформатор, ускорители и др.).

В соответствии с принятыми определениями второе и третье слагаемые напряженности поля должны рассматриваться как сторонние, а интеграл от них (работа, ими совершаемая) как э. д. с.

Кроме только что рассмотренных, существуют и другие виды сторонних напряженностей электрического поля или сторонних

сил, действующих на электрические заряды; к их числу относятся прежде всего силы электрохимического происхождения, разделяющие заряды в гальванических элементах. На рис. 8 схематически изображено движение зарядов под действием сторонних сил, направленных навстречу кулоновским силам. К тому же типу сторонних сил относятся и силы термоэлектрические, пьезоэлектрические и т. п.

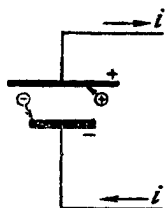


Рис. 8. Движение зарядов под действием сторонних сил направлено противоположно действию кулоновских сил.

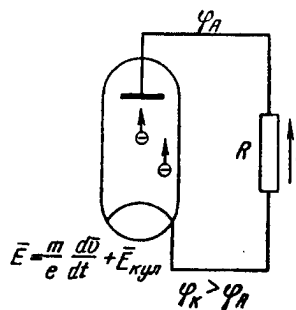


Рис. 9. Вакуумная лампа с накаливаемой нитью.

Приведем здесь еще два примера сторонних сил, замечательных в отношении полной отчетливости их происхождения и простоты их физической природы.

Сторонние силы в лампе с термоэлектронной эмиссией. Если электроды вакуумной лампы с накаливаемой нитью (рис. 9) замкнуть проводником с каким-либо сопротивлением R , в нем пойдет ток i . Этот ток обычно очень мал (доли миллиампера), но все же вполне заметен. Направление возникающего тока показано на рис. 9. При этом потенциал накаленной нити φ_K выше потенциала холодного электрода φ_A , и тем не менее внутри лампы электроны переходят от нити к холодному электроду, двигаясь навстречу кулоновским силам. Это легко объясняется тем, что при вылете из накаленной нити электроны обладают начальной скоростью и некоторым запасом кинетической энергии.

При своем движении к холодному электроду они расходуют свою кинетическую энергию, совершая работу против кулоновских сил. Разность кинетической энергии электронов равна пройденной разности потенциалов, умноженной на их заряд (при существовании избыточной энергии она отдается холодному электроду при ударе электрона).

В этом примере сторонними силами являются силы инерции.

Очевидно, что в межэлектродном пространстве электроны тормозятся кулоновскими силами и

$$m \frac{dv}{dt} = q E_{кул}. \quad (13)$$

Отношение силы, обусловленной инерцией, к величине заряда мы можем рассматривать как стороннюю напряженность поля:

$$E_{стор} = - \frac{m}{q} \frac{dv}{dt} = \frac{m}{e} \frac{dv}{dt}. \quad (14)$$

Может казаться, что введение этой напряженности поля носит формальный характер и что не существует реального стороннего поля. Однако, внося в межэлектродное пространство неподвижный «пробный» заряд, мы обнаружим при его посредстве не только кулоновское потенциальное поле, а и некоторое добавочное поле — добавочные силы действуют на пробный заряд в результате его увлечения потоком летящих электронов, передающих ему свою кинетическую энергию.

Равенство

$$E = E_{стор} + E_{кул} \quad (15)$$

в данном случае равносильно применению известного в механике принципа Даламбера и в межэлектродном пространстве $E=0$. Следовательно, интегрируя по замкнутому контуру, проходящему в межэлектродном пространстве и замыкающемуся по проводам внешней цепи, мы получим (обходя цепь, изображенную на рис. 9, против часовой стрелки), что э. д. с., создаваемая внутри электронной лампы:

$$\mathcal{E} = \oint E dl = \varphi_K - \varphi_A. \quad (16)$$

Сторонняя напряженность поля в опыте Толмена. Идея известного опыта Толмена, поставленного им для подтверждения электронной природы тока в металлических проводниках, заключается в следующем. Проводник в форме кольца резко затормаживается. Механическое торможение может непосредственно передаваться только жесткой кристаллической решетке металла с ее положительными ионами. Свободные электроны проводимости при этом должны продолжать свое движение по инерции, постепенно тормозясь силами «трения», обусловленными действием поля кристаллической решетки на движущиеся в ней электроны (электрическое сопротивление).

Движение электронов создает ток; пусть его плотность равна $\bar{\delta}$. В таком случае, как известно из закона Ома, на единицу заряда должна действовать сила

$$E = \rho \bar{\delta}. \quad (17)$$

В опыте Толмена эта сила может быть обусловлена как кулоновским взаимодействием зарядов, так и инерцией тормозя-

щихся электронов. Результирующая сила $\left(-eE_{кул} - m \frac{dv}{dt}\right)$ при этом должна быть равна силе, необходимой для движения электронов в проводнике с данным удельным сопротивлением. При плотности тока $\bar{\delta}$ имеем:

$$eE_{кул} + m \frac{dv}{dt} = eE = e\rho\bar{\delta}, \quad (18)$$

где e —абсолютное значение заряда электрона.

Кулоновская сила в рассматриваемом опыте уравнивает только центробежную силу, а движение заряда по кольцу в тангенциальном направлении обусловлено целиком сторонними силами инерции.

Если мы возьмем интеграл от результирующей напряженности поля (17) вдоль замкнутой окружности радиуса r , то в случае однородного кольца получим:

$$\oint E dl = \rho\delta_l \cdot 2\pi r. \quad (19)$$

Кулоновская (потенциальная) составляющая напряженности поля при интегрировании по замкнутому контуру дает нуль, и результат обязан своим происхождением, конечно, только сторонней напряженности поля

$$E_{стор} = \rho\delta_l, \quad (20)$$

где δ_l —тангенциальная слагающая вектора плотности тока.

Поскольку в рассматриваемом опыте практически $\delta = \delta_l$ и кулоновские силы, действующие в радиальном направлении, не могут изменять кинетической энергии электронов, движущихся по окружности, можно считать, что

$$E_{стор} = \frac{m}{e} \frac{dv}{dt} = \rho\delta \quad (21)^1$$

и

$$\oint E = \rho\delta \cdot 2\pi r. \quad (23)$$

¹ Из последнего уравнения легко вычисляется полное количество электричества, проходящее через любое сечение однородного кольца:

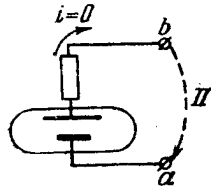
$$q = \int_0^\infty S\delta dt = \int_{v_0}^0 \frac{m}{e} \frac{S}{\rho} dv = - \frac{m}{e} \frac{S}{\rho} v_0. \quad (22)$$

Таким образом, из опыта Толмена оказалось возможным определить отношение массы к заряду для носителей тока в металлических проводниках, которое оказалось равным отношению m/e для электронов, определенному по данным других экспериментов.

6. Примеры применения понятий «напряжение», «э. д. с.» и «разность потенциалов» к различным конкретным случаям

а) *Электродвижущая сила равна разности потенциалов на зажимах источника при отсутствии тока.* Это общеизвестное положение получается, конечно, и в случае принятой здесь системы определений.

Действительно, проходя от одного зажима (a на рис. 10) до другого (b) по пути, лежащему внутри проводников (соединительные провода и самый источник), мы найдем, что



$$\int_a^b \mathbf{E} d\mathbf{l} = 0, \quad (24)$$

Рис. 10. Общепринято определять э. д. с. как разность потенциалов на выходных зажимах генератора.

если цепь источника разомкнута, поскольку результирующая напряженность поля в проводнике при отсутствии тока должна быть равна нулю. Разбивая \mathbf{E} на две слагающие $\mathbf{E}_{кул}$ и $\mathbf{E}_{стор}$, из (24) находим, что

$$\int_a^b \mathbf{E}_{стор} d\mathbf{l} + \int_a^b \mathbf{E}_{кул} d\mathbf{l} = \mathcal{E} + \varphi_a - \varphi_b = 0 \quad (25)$$

или

$$\varphi_b - \varphi_a = \mathcal{E}. \quad (26)$$

Но разность потенциалов точек a и b не зависит от пути, по которому она вычислялась. Поэтому $\varphi_b - \varphi_a$ может быть измерена вольтметром, присоединенным к зажимам a и b , если, разумеется, его соединительные провода лежат в области, где отсутствует сторонняя напряженность поля. Таким образом, в только что рассмотренном тривиальном примере разность потенциалов, э. д. с. и напряжение (по пути, лежащему в области, где отсутствуют сторонние силы) тождественно совпадают.

Если бы в рассмотренной цепи протекал ток (т. е. если бы источник был замкнут на какое-либо сопротивление), то в соответствии с законом Ома $\mathbf{E} = \rho \vec{j}$ мы нашли бы, что напряжение (или падение напряжения), определенное по внутреннему пути, равнялось бы $iR_{внт}$ и это значение должно было стоять в правой части (25) вместо нуля. В таком случае очевидно, что вместо (26) следовало бы написать:

$$\varphi_b - \varphi_a = \mathcal{E} - iR_{внт}, \quad (27)$$

опять же в соответствии с общепринятым: разность потенциалов на зажимах ветви, содержащей источник с э. д. с., равна разности между э. д. с. и внутренним напряжением (или падением напряжения) этой ветви.

б) *Электрический ток в проводнике при отсутствии разности потенциалов.* В предыдущем изложении уже было приведено два таких примера: кольцо из однородного проводника, охватывающее переменный поток (краткозамкнутый виток трансформатора) и опыт Толмена при однородном кольце. В обоих случаях вследствие полной симметрии разность потенциалов всюду равна нулю¹. Однако между витком трансформатора и

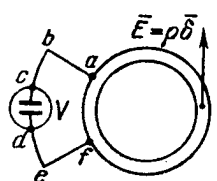


Рис. 11. Что покажет вольтметр?

кольцом Толмена существует важное различие: в последнем сторонняя напряженность поля $\left(\frac{m}{e} \frac{dv}{dt}\right)$ существует только внутри затормаживаемого кольца, тогда как в случае трансформатора сторонняя напряженность поля существует и во всем окружающем пространстве. Если к двум точкам a и f кольцевого проводника, охватывающего переменный магнитный поток (рис. 11), присоединить вольтметр, его отклонение будет равно El_{af} . Напротив, в случае толменовского кольца, если измерение производить в момент максимума тока², а следовательно, и максимума напряженности поля, вольтметр покажет нуль.

Это объясняется следующим: в случае кольца, охватывающего, скажем, бесконечно длинный соленоид, на участках провода bc и de действует сторонняя напряженность поля, отличная от нуля $\left(E_{стор} = -\frac{\partial A}{\partial t}\right)$. Но в проводах вольтметра при отсутствии тока (ничтожно малый ток, потребляемый вольтметром, можно не учитывать) результирующая напряженность поля должна равняться нулю; следовательно, в них

$$E_{кул} = -E_{стор} \neq 0. \quad (28)$$

Таким образом, отличными от нуля оказываются и разности потенциалов

$$\varphi_b - \varphi_c \neq 0 \text{ и } \varphi_d - \varphi_e \neq 0. \quad (29)$$

Но вместе с тем

$$\varphi_b - \varphi_e = \varphi_a - \varphi_f = 0, \quad (30)$$

так как в радиальных участках ba и ef нет продольных составляющих сторонних, а следовательно, и кулоновских напряженностей, а между точками однородного кольца, как говорилось

¹ Если не учитывать незначительной разности потенциалов в радиальном направлении в опыте Толмена.

² Когда ток в кольце изменяется и его производная отлична от нуля, в кольце наводится еще э. д. с. самоиндукции $L \frac{di}{dt}$, равная нулю при $i = i_{\text{макс}}$.

уже, разности потенциалов существовать не может, поскольку в кольце $\vec{r}\delta = \vec{E}_{стор}$. Из последнего уравнения легко найти¹, что показание вольтметра

$$\varphi_c - \varphi_d = -(\varphi_b - \varphi_c) - (\varphi_d - \varphi_e) \quad (31)$$

или

$$\varphi_c - \varphi_d = r\delta l_{aj}. \quad (32)$$

Заметим, что тот же результат (32) проще получить, производя менее подробный анализ и основываясь на втором уравнении Максвелла, записанном в интегральной форме; обходя по контуру $abcdefa$, получаем:

$$\oint \vec{E} d\vec{l} = \varphi_c - \varphi_d - r\delta l_{aj} = 0 \quad (33)$$

(равно нулю, так как с контуром не сцеплен изменяющийся магнитный поток), откуда и следует (32).

В правой части уравнения (33), примененного к случаю толменовского опыта, должно стоять значение сторонней э. д. с., т. е. интеграла от сторонней напряженности поля по рассматриваемому контуру. В данном случае эта э. д. с. равна $-r\delta l_{aj}$ в соответствии с выражением (21).

Очевидно, что при этом разность потенциалов $\varphi_c - \varphi_d$ оказывается равной нулю.

в) *Отсутствие тока в проводнике при наличии разности потенциалов и кулоновской напряженности поля (градиента потенциала)*. Таким примером являются только что рассмотренные провода, соединяющие вольтметр с кольцом. В качестве другого примера можно привести провод, движущийся в магнитном поле (рис. 6), если он не образует участка замкнутой цепи и, следовательно, в нем отсутствует ток. Очевидно, что результирующее поле в проводнике обращается в нуль только в том случае, когда

$$\vec{E}_{кул} = -\text{grad } \varphi = -\vec{E}_{стор} = -[\vec{v}\vec{B}]. \quad (34)$$

¹ Действительно, вместо $\varphi_b - \varphi_e = 0$ мы вправе написать:

$$(\varphi_b - \varphi_c) + (\varphi_c - \varphi_d) + (\varphi_d - \varphi_e) = 0,$$

откуда и получается (31), но в соответствии с (28) и с определением разности потенциалов получается (32), если учесть, что

$$\int_b^e \vec{A} d\vec{l} = \int_a^j \vec{A} d\vec{l},$$

поскольку по условиям задачи магнитный поток проходит только внутри кольца.

г) *Индуктивная катушка в цепи переменного тока.* В том случае, когда измерительные провода и прибор не подвержены влиянию сторонних напряженностей поля, можно со всей строгостью говорить о разности потенциалов на зажимах катушки, включенной в цепь переменного тока.

На рис. 12 изображены катушка и провода $a'a$ и $b'b$, идущие к измерительному прибору. Если они расположены в одной плоскости с осью катушки, для всего внешнего участка цепи $b'baa'$ имеем $\oint \mathbf{E}_{\text{стор}} d\mathbf{l} = 0$, и оговоренное выше условие выполняется.

Для того чтобы определить значение разности потенциалов $\varphi_a - \varphi_{b'}$, нужно взять интеграл по замкнутому контуру от полной напряженности поля; очевидно, он должен быть равен э. д. с.:

$$\oint \mathbf{E} d\mathbf{l} = \mathcal{E} = -\frac{d\Phi}{dt}. \quad (35)$$

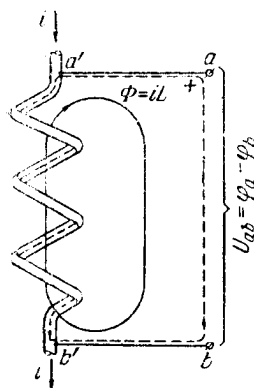


Рис. 12. Разность потенциалов на концах индуктивной катушки. Буквой Φ обозначено полное потокоцепление, равное произведению iL .

Здесь существенно обратить внимание на то, что поток считается положительным, когда его направление связано правилом правого винта с направлением обхода контура. При обходе контура в направлении, указанном на рис. 12, получаем:

Вдоль провода aa' (поскольку в проводе нет тока)

$$\int_a^{a'} \mathbf{E} d\mathbf{l} = 0. \quad (36)$$

Обходя по поверхности провода катушки от a' до b'

$$\int_{a'}^{b'} \mathbf{E} d\mathbf{l} = \rho \delta_0 \mathbf{l}, \quad (37)$$

где ρ и l — удельное сопротивление и длина проводов катушки; δ_0 — плотность тока на поверхности проводов; в тех случаях, когда можно пренебречь поверхностным эффектом, $\delta_0 = \frac{i}{S}$ (здесь S — сечение проводов).

Вдоль провода bb' (как и в другом соединительном проводе)

$$\int_b^{b'} \mathbf{E} d\mathbf{l} = 0. \quad (38)$$

Наконец, по пути ba (полагая, что наш путь лежит в области отсутствия напряженности магнитного поля или направлен перпендикулярно вектору сторонней напряженности)

$$\int_b^a \mathbf{E} d\mathbf{l} = \varphi_b - \varphi_a. \quad (39)$$

В итоге находим из (35)–(39), что

$$\oint \mathbf{E} d\mathbf{l} = \rho \delta_0 l + \varphi_b - \varphi_a = \mathcal{E} = -\frac{d\Phi}{dt} = -L \frac{di}{dt} \quad (40)$$

или

$$\varphi_a - \varphi_b = L \frac{di}{dt} + \rho \delta_0 l. \quad (41)$$

При отсутствии поверхностного эффекта последнее слагаемое содержит обычное сопротивление:

$$\rho \delta_0 l = i \rho \frac{l}{S} = iR. \quad (42)$$

При ином выборе направлений обхода может оказаться, что Φ равняется не Li , а $-Li$. Принципиально это не вносит ничего нового, кроме отличия от выбранных здесь положительных значений разности потенциалов и тока.

Разность потенциалов $\varphi_a - \varphi_b$, конечно можно называть напряжением и обозначать буквой u_{ab} или просто буквой u при условии, что на схеме указано, какая точка имеет более высокий потенциал при положительном значении u ; на рис. 12 это выполнено постановкой знаков $+$ и $-$ у соответствующих точек.

При синусоидальном токе можно вместо (41) написать в комплексной форме в соответствии с общепринятым

$$\dot{U} = \dot{\varphi}_a - \dot{\varphi}_b = i(j\omega L + R). \quad (43)$$

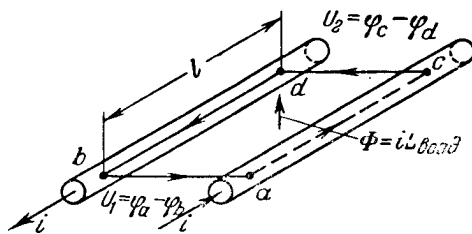


Рис. 13. Падение напряжения в линии переменного тока равно падению потенциала вдоль проводов.

д) Падение напряжения в линии переменного тока равно падению потенциала вдоль проводов. Представим себе отрезок линии переменного тока, состоящей из двух параллельных проводов (рис. 13). Пусть длина этого отрезка l .

В такой линии¹ напряжение между двумя ее точками вдоль пути, лежащего в плоскости, нормальной к оси проводов, можно определять как разность потенциалов между этими точками.

¹ Если можно не считаться с эффектами излучения и распространением волны в радиальном направлении; другими словами, если можно считать линию частью электрической цепи.

Так напряжение между точками a и b в начале рассматриваемого отрезка линии

$$\dot{U}_1 = \dot{\varphi}_a - \dot{\varphi}_b \quad (44)$$

и в конце отрезка между точками c и d

$$\dot{U}_2 = \dot{\varphi}_c - \dot{\varphi}_d, \quad (45)$$

если путь от a к b и соответственно от c к d , т. е. тот путь, по которому определяется напряжение, лежит в плоскости, перпендикулярной осям проводов.

Действительно, в таком случае вдоль пути, по которому определяется напряжение, действует только кулоновская напряженность поля (сторонняя напряженность поля, обусловленная наличием переменного магнитного поля и выраженная как $-j\omega\dot{\mathbf{A}}$, направлена параллельно осям проводов).

Падение напряжения на отрезке l определяется как разность между напряжением в начале линии и напряжением в конце

$$\Delta\dot{U} = \dot{U}_1 - \dot{U}_2. \quad (46)$$

Из сопоставления последних трех уравнений очевидно, что

$$\Delta\dot{U} = (\dot{\varphi}_a - \dot{\varphi}_c) + (\dot{\varphi}_d - \dot{\varphi}_b), \quad (47)$$

где $\dot{\varphi}_a - \dot{\varphi}_c$ и $\dot{\varphi}_d - \dot{\varphi}_b$ — падения потенциала соответственно в „прямом“ и „обратном“ проводах.

Из сказанного, однако, вовсе не следует, что напряженность поля в проводах представляет собой только кулоновскую составляющую ($-\text{grad } \dot{\varphi}$). Напротив, в любой точке провода результирующая напряженность поля, равная произведению удельного сопротивления на плотность тока, равна сумме кулоновской ($-\text{grad } \dot{\varphi}$) и сторонней ($-j\omega\dot{\mathbf{A}}$):

$$\dot{\mathbf{E}} = \rho\dot{\delta} = -\text{grad } \dot{\varphi} - j\omega\dot{\mathbf{A}} \quad (48)$$

и, следовательно, интересующее нас падение потенциала на единицу длины

$$-\text{grad } \dot{\varphi} = \rho\dot{\delta} + j\omega\dot{\mathbf{A}}, \quad (49)$$

откуда и следует, что

$$\Delta\dot{U} = E_0 \cdot 2l + j\omega\dot{I}L_{\text{созд}}, \quad (50)$$

поскольку интеграл от векторного потенциала $\dot{\mathbf{A}}$ по замкнутому

контур равен потоку, сцепленному с контуром¹ и в случае рассматриваемого контура определяет именно воздушную индуктивность; E_0 — напряженность поля на поверхности проводов вдоль образующих, лежащих на внутренней стороне проводов, а $L_{возд}$ — индуктивность, определяемая потоком, проходящим по воздуху между проводами.

Как известно,

$$\frac{\dot{E}_0 \cdot 2l}{j} = R_a + jX_i, \quad (51)$$

где R_a — активное, а X_i — внутреннее реактивное сопротивление.

Если избрать иной путь, по которому определяется полная напряженность поля, например, если взять напряженность поля на оси провода (\dot{E}_a вместо \dot{E}_0), то естественно изменится и значение магнитного потока, определяемого через векторные потенциалы. При этом общее активное и общее реактивное сопротивление не изменятся.

К тому же результату (50) мы придем, вычисляя интеграл по замкнутому контуру, показанному на рис. 13:

$$\oint \dot{E} d\mathbf{l} = \dot{\phi}_b - \dot{\phi}_a + \dot{E}_0 l + \dot{\phi}_c - \dot{\phi}_d + \dot{E}_0 l = -j\omega\Phi = -j\omega L_{возд} I. \quad (52)$$

Решая это уравнение относительно интересующего нас падения напряжения, придем, конечно, к прежнему результату (50). Последний способ определения падения напряжения и разности потенциалов имеет ряд преимуществ; он был применен нами и в предыдущем примере.

7. Разность потенциалов в электрических цепях

Для рассмотрения электрических цепей всегда достаточно тех классических понятий о разности потенциалов, напряжении и э. д. с., на основании которых развита изложенная выше система определений.

В соответствии с ней всегда можно говорить о разности потенциалов между узлами электрической цепи и об э. д. с. ее ветвей и контуров.

$$\begin{aligned} \text{1 Действительно, } \int_a^c -\text{grad } \dot{\varphi} d\mathbf{l} + \int_d^b -\text{grad } \dot{\varphi} d\mathbf{l} &= -\Delta\dot{U} = \int_a^c \dot{\rho} \dot{\delta} d\mathbf{l} + \\ &+ \int_d^b \dot{\rho} \dot{\delta} d\mathbf{l} + \int_a^c j\omega \dot{A} d\mathbf{l} + \int_d^b j\omega \dot{A} d\mathbf{l} = \dot{E}_0 \cdot 2l + j\omega (\dot{A}_1 - \dot{A}_2) l, \end{aligned}$$

где $\dot{A}_1 - \dot{A}_2 = j \frac{\dot{I}_0}{\pi} \ln \frac{a-r}{r}$, если a — расстояние между проводами; r — их радиус и если \dot{E}_0 — значение результирующей напряженности поля на поверхности проводов.

При этом разность потенциалов между узлами не зависит, конечно, от пути, по которому она определяется и тождественно совпадает с напряжением между этими узлами, если путь, по которому определяется напряжение, не проходит через ветви, содержащие э. д. с. Те электротехнические устройства, в которых сторонние напряженности поля не могут считаться сосредоточенными в ветвях цепи или внутри некоторой замкнутой области между узлами, по существу дела не могут быть отнесены к классу электрических цепей, и подход к ним требует применения методов теории поля; однако и в последнем случае также полностью сохраняет силу система определений, изложенная выше.

При анализе цепей иногда задача ограничивается тем, что принципиально не ставится вопрос о разности потенциалов между узлами одной группы и узлами другой, как, например, в обычной теории четырехполюсника, когда он определяется тремя параметрами (A , B и C при $D = \frac{1 + BC}{A}$) и эти параметры ничего не могут сказать о разности потенциалов между узлами входа и выхода или в трехпроводных линиях трехфазного тока, когда задаются только значения собственных и взаимных индуктивностей двух контуров.

Применимость понятия потенциала к узлам электрических цепей переменного тока позволяет производить построение топографических диаграмм. В цепях постоянного тока значение потенциала определяется одним числом и может быть представлено положением точки на прямой. При этом каждой точке цепи соответствует определенная точка на потенциальной прямой (рис. 14). Разность потенциалов между любыми двумя точками цепи может быть представлена как длина отрезка между соответствующими точками на потенциальной прямой.

В цепях переменного тока значение потенциала определяется двумя числами; при пользовании комплексами потенциал точки a

$$\dot{\varphi}_a = \dot{\varphi}'_a + j\dot{\varphi}''_a = \varphi_a \angle \alpha \quad (53)$$

определяется действительным и мнимым значениями ($\dot{\varphi}'_a$ и $\dot{\varphi}''_a$) или модулем и углом (φ_a , α). Естественно, что в этом случае потенциальная прямая заменяется потенциальной плоскостью. При этом каждой точке цепи соответствует определенная точка на потенциальной плоскости (рис. 15) и разность потенциалов между любыми двумя точками цепи может быть представлена как длина отрезка между соответствующими точками на плоскости.

Говоря о разности потенциалов между точками, ограничивающими какой-либо участок, например ab ($\dot{U} = 140 + j20$ в) или cd ($\dot{U} = 160 - j160$ в), необходимо указывать, идет ли речь о $\dot{\varphi}_a - \dot{\varphi}_b$ или о $\dot{\varphi}_b - \dot{\varphi}_a$ и соответственно о $\dot{\varphi}_c - \dot{\varphi}_d$ или $\dot{\varphi}_d - \dot{\varphi}_c$.

Это может быть сделано постановкой: соответствующих индексов у знака напряжения

$$\dot{U}_{ab} = \dot{\varphi}_a - \dot{\varphi}_b \text{ и } \dot{U}_{ba} = \dot{\varphi}_b - \dot{\varphi}_a, \quad (54)$$

постановкой стрелки на потенциальной диаграмме в соответствии с общепринятым в математике правилом—на рис. 15, например,

$$\dot{U}_{cb} = \dot{\varphi}_b - \dot{\varphi}_a \text{ и } \dot{U}_{конд} = \dot{\varphi}_c - \dot{\varphi}_d \quad (55)$$

и, наконец, обозначением на схеме, как это сделано на рис. 15 для $\dot{U}_{cb} = \dot{\varphi}_b - \dot{\varphi}_a$, —постановкой знаков $+$ и $-$.

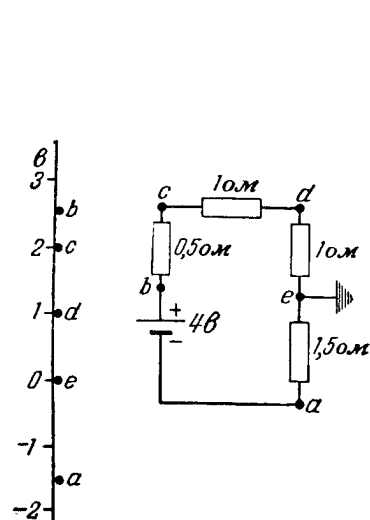


Рис. 14. Представление потенциалов цепи на потенциальной прямой.

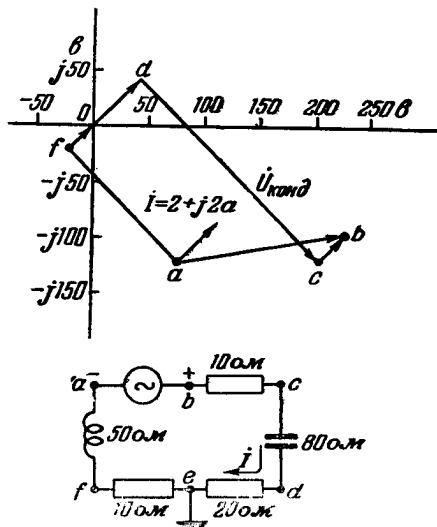


Рис. 15. Представление потенциалов цепи на потенциальной плоскости.

Относительно необходимости тех или иных обозначений не возникает споров, однако способы обозначений существуют различные и им часто даются недостаточно отчетливые обоснования.

Заключение

Заканчивая на этом свою статью, автор воздерживается от полемических высказываний и разбора предложений, касающихся определения э. д. с., напряжения и разности потенциалов: развитие и анализ наиболее рациональной системы определений автору в данном случае представляются лучшим видом критики.

Замечу только, что в литературе имеется достаточно много неполноценных и сумбурных высказываний, часто привлекающих

внимание своей новизной и оригинальностью. Так, например, в иностранной печати появилась статья Бруна¹, предлагающего ввести, кроме существующих, еще новые термины: динамическое напряжение и противо-э. д. с.

Так, по Бруну э. д. с. равна:

$$\dot{\mathcal{E}}_L = -j\omega L \dot{I} = \dot{\varphi}_b - \dot{\varphi}_a,$$

$$\dot{\mathcal{E}}_R = -IR = \dot{\varphi}_c - \dot{\varphi}_b,$$

а динамическое напряжение равно:

$$\dot{U} = \dot{\varphi}_a - \dot{\varphi}_b = -\dot{\mathcal{E}}_L - \dot{\mathcal{E}}_R.$$

В русской литературе также можно встретить термины вроде э. д. с. конденсатора, которая полагается равной и противоположной по знаку разности потенциалов на том же конденсаторе.

Часто встречается утверждение, что э. д. с. самоиндукции в цепи переменного тока равна и противоположна по знаку падению напряжения в ней и с этим утверждением связывается какой-то весьма неотчетливый «физический смысл».

В то же время из приведенного выше анализа совершенно очевидно, что справедливость одного из равенств

$$\dot{\mathcal{E}}_{ind} = Ij\omega L \text{ или } \dot{\mathcal{E}}_{ind} = -Ij\omega L$$

зависит от выбора знаков и положительных направлений.

Очень большое распространение получила идея о недопустимости говорить о разности потенциалов в случае цепей переменного тока, а утверждение (доказанное выше), что падение напряжения в линии переменного тока (конечно, в квазистационарной линии) равно падению потенциала вдоль проводов, многими рассматривается как элементарная неосведомленность в области теоретических основ электротехники. Точно так же разность потенциалов часто рассматривается как величина, определенная только для электростатического поля.

Неотчетливое понимание различия между теми величинами, которые в соответствии с наиболее распространенным употреблением здесь названы «э. д. с.», «напряжение» и «разность потенциалов», часто приводит к затруднениям и к излишним осложнениям при анализе процессов, происходящих в электротехнических устройствах.

¹ А. Виггс, Bull. ASE, 1947, № 5, стр. 109—125.

**МЕТОДЫ РАСЧЕТА УСТАНОВИВШЕГОСЯ РЕЖИМА
В ЛИНЕЙНОЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ ЦЕПИ
ПРИ НЕСИНУСОИДАЛЬНОМ ПЕРИОДИЧЕСКОМ
ВХОДНОМ НАПРЯЖЕНИИ**

Канд. техн. наук, доцент Т. А. Татур

В течение последних лет в литературе появилось много работ, в которых определяется установившийся режим линейного четырехполюсника, когда на вход его подается несинусоидальное периодическое напряжение. Появление этих работ вызвано тем, что решение подобных задач разложением входного напряжения в тригонометрический ряд Фурье трудоемко, неизбежно допускает ошибку и не дает конечного аналитического выражения.

Все дальнейшие работы направлены на получение способов или формул, которые позволяют иметь решение в виде суммы алгебраических и экспоненциальных функций для периода, так как по сумме функций легко получается форма кривой и может быть учтено изменение параметров цепи.

Настоящая работа имеет целью систематизацию и анализ исследований по указанному вопросу. Это необходимо еще и потому, что за последнее время наблюдается повторение работ, ранее опубликованных другими авторами.

Методы определения установившейся функции на выходе линейного четырехполюсника, когда на вход его подается несинусоидальное периодическое напряжение, можно объединить в несколько групп. В каждую группу входят методы, использующие одинаковые исходные положения или приводящие к подобным конечным математическим результатам.

Рассматриваемыми методами задача решается только для одного периода, так как в линейной электрической цепи при несинусоидальном периодическом входном напряжении на выходе устанавливаются также периодические напряжение и ток.

**1. Методы, основанные на решении неоднородных
дифференциальных уравнений с определением постоянных
интегрирования**

Методы этой группы отличаются друг от друга способом определения постоянных интегрирования.

а) *Метод последовательного решения.* В этом методе уста-

новившийся процесс определяется как сумма частного решения неоднородного дифференциального уравнения и общего решения однородного дифференциального уравнения последовательно для каждой части периода, на протяжении которой напряжение имеет один и тот же закон изменения.

Постоянные интегрирования частного решения неоднородного дифференциального уравнения, не зависящие от начальных условий, находятся подстановкой частного решения в исходное неоднородное уравнение.

Постоянные интегрирования общего решения однородного дифференциального уравнения, зависящие от начальных условий, определяются для каждой части периода. При этом решение для каждого участка периода, записанное с соответствующим сдвигом относительно начала отсчета времени, содержит частное решение с ранее найденными постоянными и общее решение с постоянными, подлежащими определению. Приравнивание суммарного решения для тока или заряда на границах участка дает возможность найти постоянные общего решения для этого участка.

Точность решения зависит от количества рассмотренных периодов.

Этот способ определения установившегося состояния очень трудоемок. Однако в отличие от ряда Фурье он дает возможность получить аналитическое выражение для установившегося режима. Для многоконтурной цепи решение задачи осложняется необходимостью получения дифференциального уравнения.

б) *Второй метод* этой группы является развитием метода последовательного решения и отличается от него способом нахождения постоянных интегрирования общего решения однородного дифференциального уравнения.

В этом методе, как и в методе последовательного решения, составляется неоднородное дифференциальное уравнение для искомой функции в заданной линейной электрической цепи и записывается его решение как сумма частного решения неоднородного уравнения и общего решения однородного дифференциального уравнения. При этом решение находится для одного периода или всех участков периода, если приложенное напряжение в течение периода имеет несколько аналитических выражений.

Постоянные интегрирования частного решения неоднородного дифференциального уравнения находятся так же, как и в предыдущем методе.

Для нахождения постоянных интегрирования общего решения однородного дифференциального уравнения используются гранично-временные условия и условие периодичности.

Этот метод также дает решение в виде суммы экспоненциальных и алгебраических функций, но значительно короче первого.

Основным затруднением в этом случае является получение дифференциального уравнения, если цепь многоконтурная.

в) *Метод Лурье А. И.* [Л. 12]. Записывается изображение неоднородного дифференциального уравнения для искомой функции, например тока, с учетом начальных условий по теореме об изображении производной.

Полученное алгебраическое уравнение в изображениях решается относительно изображения тока:

$$I(p) = i(0) \frac{D_n(p)}{D(p)} + i_1(0) \frac{D_1(p)}{D(p)} + \dots + i_{n-1}(0) \frac{D_{n-1}(p)}{D(p)} + \frac{F(p)}{D(p)},$$

где $F(p)$ — изображение приложенного напряжения $f(t) \doteq F(p)$;

$i(0)$ — значение тока в $t=0$;

$$i_n(0) = \frac{d^n i}{dt^n} \text{ в } t=0;$$

$$D(p) = p^n + a_1 p^{n-1} + \dots + a_n;$$

$$D_0(p) = p^n + a_1 p^{n-1} + \dots + a_{n-1} p;$$

$$D_1(p) = p^{n-1} + a_1 p^{n-2} + \dots + a_{n-2} p;$$

$$\dots \dots \dots$$

$$D_{n-1}(p) = p;$$

a_1, a_2, \dots, a_n — постоянные коэффициенты дифференциального уравнения.

Выражение для изображения тока можно записать короче:

$$I(p) = \sum_{k=0}^{n-1} i_k(0) \frac{D_k(p)}{D(p)} + \frac{F(p)}{D(p)}.$$

Разложим это соотношение на рациональные дроби, предварительно умножив и разделив второе слагаемое на p . Предположим, что уравнение $D(p)=0$ не содержит кратных корней и корней, равных нулю; тогда получим:

$$I(p) = \sum_{s=1}^n \left(A_s + \frac{F(p)}{p D'(p_s)} \right) \frac{p}{p - p_s},$$

где

$$A_s = \frac{1}{p_s D'(p_s)} \sum_{k=1}^{n-1} i_k(0) D_k(p_s),$$

$$D'(p_s) = \left. \frac{dD}{dp} \right|_{p=p_s}.$$

Если $f(t)$ является периодической функцией, то ее изображение равно:

$$f(t) \doteq F(p) = \frac{U(p)}{1 - e^{-pT}},$$

где $U(p)$ —изображение $u(t)$, совпадающего с заданной функцией $f(t)$ только на протяжении первого периода, т. е.

$$u(t) = \begin{cases} f(t) & \text{при } 0 < t < T, \\ 0 & \text{при } t > T. \end{cases}$$

Таким образом, для периодического напряжения изображение тока примет вид:

$$I(p) = \sum_{s=1}^n \left[A_k + \frac{1}{D'(p_s)} \frac{U(p)}{1 - e^{-pT}} \right] \frac{p}{p - p_s}$$

или, обозначая

$$\Phi(p) = \sum_{s=1}^n \left[A_k (1 - e^{-pT}) + \frac{1}{D'(p_s)} \frac{U(p)}{p} \right] \frac{p}{p - p_s},$$

получим:

$$I(p) = \frac{\Phi(p)}{1 - e^{-pT}}.$$

Оригинал тока $i(t)$ является периодической функцией, имеющей тот же период, что и приложенное напряжение. Ток $i(t)$ равен оригиналу функции $\varphi(t)$ для $0 < t < T$, если $\varphi(t)$ равно нулю для $t > T$ [Л. 12].

Применяя теорему запаздывания для первого слагаемого выражения $\Phi(p)$ и теорему свертывания для второго (для конкретных примеров можно обойтись без теоремы свертывания), найдем оригинал $\varphi(t)$ для $0 < t < T$:

$$\varphi(t) = \sum_{s=1}^n e^{p_s t} \left(A_k + \frac{1}{D'(p_s)} \int_0^t u(\tau) e^{-p_s \tau} d\tau \right),$$

а затем оригинал $\varphi(t)$ для $0 < t < T$:

$$\varphi(t) = \sum_{s=1}^n e^{p_s t} \left(A_k (1 - e^{-p_s T}) + \frac{1}{D'(p_s)} \right) \int_0^T f(\tau) e^{-p_s \tau} d\tau.$$

Так как оригинал $\varphi(t)$ изображения $\Phi(p)$ для $t < T$ равен нулю, то, приравнявая коэффициенты при $e^{p_s t}$ нулю, получим n урав-

нений для определения n постоянных в зависимости от начальных условий:

$$A_k = \frac{1}{D'(p_s)} \frac{1}{1 - e^{-p_s T}} \int_0^T f(\tau) e^{-p_s \tau} d\tau.$$

Подставляя найденные постоянные в искомое периодическое решение, окончательно получим:

$$i(t) = \varphi(t) = \sum_{s=1}^n \frac{e^{p_s t}}{D'(p_s)} \left[\int_0^t e^{-p_s \tau} f(\tau) d\tau - \frac{1}{1 - e^{-p_s T}} \int_0^T e^{-p_s \tau} f(\tau) d\tau \right],$$

если $1 - e^{-p_s T} \neq 0$.

Для случая кратных корней характеристического уравнения периодическое решение получается аналогичным путем.

Описанный метод совершеннее предыдущих. В отличие от второго метода он дает возможность получить аналитическое выражение любой искомой функции сразу, т. е. функции, которая может иметь скачки.

К недостаткам следует отнести необходимость получения дифференциального уравнения, нахождение корней характеристического уравнения и довольно длительные операторные преобразования.

2. Методы, исходящие из интеграла Дюамеля

Можно указать несколько методов определения установившегося тока при помощи преобразованных интегралов Дюамеля.

а) Одна из форм *интеграла Дюамеля* имеет вид:

$$i(t) = y(0) u(t) + \int_0^t y'(\tau) u(t - \tau) d\tau,$$

где $y(\tau)$ — переходная проводимость; $i(t)$ — переходный ток. Разобьем интеграл в равенстве $i(t)$ на два интеграла:

$$i(t) = y(0) u(t) + \int_0^\infty y'(\tau) u(t - \tau) d\tau - \int_t^\infty y'(\tau) u(t - \tau) d\tau.$$

Второй интеграл последнего равенства стремится к нулю при достаточно большом времени, прошедшем после коммутации, и, следовательно, представляет собой свободный ток $i_{св}$.

Первые два члена дадут установившийся ток $i_{уст}$:

$$i_{уст} = y(0) u(t) + \int_0^\infty y'(\tau) u(t - \tau) d\tau.$$

При решении задачи по этому выражению необходимо вычислять интеграл для большого числа периодов, пока процесс не установится. В этом сходство данного метода с методом последовательного решения. Бесконечный интеграл можно преобразовать в конечный вид:

$$i_{уст} = y(0)u(t) + \int_0^T u(t-\tau)y'(\tau)d\tau,$$

где

$$y(t) = y(t) + y(t+T) + y(t+2T) + \dots;$$

$$y'(t) = y'(t) + y'(t+T) + y'(t+2T) + \dots$$

Однако все подобные выражения в конечном итоге требуют утомительных вычислений.

б) Хемлин применил интеграл Дюамеля в сочетании с теоремой разложения Хэвисайда [Л. 3]. По этому методу установившийся ток для какого-либо периода, например $0 < t < T$, определяется как сумма тока i_1 , возникающего от напряжения, действующего в течение данного периода, и тока i_2 , являющегося суммой всех токов, возникающих от напряжений предшествующих периодов от $t = -\infty$ до $t = 0$:

$$i = i_1 + i_2,$$

где

$$i_1 = \frac{u(t)}{Z(0)} + \sum_k \frac{e^{p_k t}}{p_k Z'(p_k)} \int_0^t e^{-p_k \tau} u'(\tau) d\tau; \quad (1)$$

$$i_2 = \sum_k \frac{e^{p_k(t+T)}}{p_k Z'(p_k)(1 - e^{p_k T})} \sum_m (\Delta u e^{-p_k \alpha_m T} + \\ + u e^{-p_k \alpha_{m-1} T} \int_0^T u'_m(t) e^{-p_k t} dt). \quad (2)$$

В этих выражениях:

p_k — корни характеристического уравнения для схемы;

m — порядковый номер участков периода;

$\alpha_m T$ — длительность m -го участка периода, для которого приложенное напряжение имеет одно и то же уравнение;

$\Delta u = u_{m+1}(0) - u_m(\alpha_m T)$ — скачок напряжения в момент $t' = \alpha_m T$.

Основное преимущество этого метода в том, что решение получается в виде суммы экспоненциальных и алгебраических функций для периода или части периода. Однако этот метод не дает конечной компактной формулы и при большом числе корней громоздок.

Отметим, что хотя этот метод был опубликован еще в 1942 г. и подробно разбирался в 1947 г. [Л. 4], в 1951 г. О. М. Богатырев предложил его вновь [Л. 5].

в) *Метод, приводящий к конечной формуле.* Указанный метод [Л. 7], так же как предыдущий, выводится из интеграла Дюамеля с применением теоремы разложения. Если переходную проводимость $u(t)$ выразить по теореме разложения и подставить в интеграл Дюамеля, а затем взять интеграл по частям, то можно получить уравнение

$$\hat{f}(t) = \sum \frac{e^{p_k t}}{p_k Z'(p_k)} \int_0^t e^{-p_k \tau} u(\tau) d\tau, \quad (3)$$

где $\hat{f}(t)$ — переходная функция, удовлетворяющая линейному неоднородному дифференциальному уравнению с правой частью, равной приложенному напряжению;

$Z(p)$ — функция, зависящая от параметров цепи;

p_k — корни характеристического уравнения.

Уравнение (3) можно получить и другими путями [Л. 6, 7], однако приведенный здесь путь наиболее простой. Дальнейшее преобразование выражения (3) с учетом периодичности приложенного напряжения приводит к формуле для установившегося состояния:

$$\hat{f}(t) = \sum \frac{e^{p_k t'}}{Z'(p_k)} \frac{e^{p_k T}}{1 - e^{p_k T}} \int_t^{T+t} e^{-p_k \tau} u(\tau) d\tau, \quad (4)$$

где t' отсчитывается от начала какого-либо периода. Так как $u(\tau)$ — функция периодическая, то $0 < t' < T$ (T — период). Этот метод имеет преимущество перед другими методами в том, что дает математически простую компактную формулу, требующую знания только аналитического выражения входного напряжения и корней характеристического уравнения.

Кроме того, можно составить таблицу [Л. 4] выражения (4) для часто встречающихся форм кривых входного напряжения. В этом случае при решении задачи останется только подставить p_k и $Z'(p_k)$ данной цепи в соответствующее табличное выражение (недостаток — необходимость определения корней).

Е. И. Баранчук [Л. 6] предложил метод расчета переходных и установившихся режимов в линейных цепях, повторяющий выражение (3). Если пользоваться при вычислениях непосредственно уравнением (3), как это рекомендует автор, то каждый раз придется проделывать довольно утомительные математические преобразования. Для получения же установившегося режима, кроме того, необходимо число рассматриваемых периодов устремлять к бесконечности.

Помимо указанного, равенство (3) дает переходный ток только для цепи rL , для цепи же rLC и rC и т. п. нужно искать заряд. Поэтому в общем случае $Z(p)$ не является операторным сопротивлением, а выражение (3) не дает тока, как это утверждает Баранчук.

3. Методы, применяющие контурный интеграл в комплексной плоскости

В этой группе рассмотрим метод, обобщающий методы, основанные на контурном интеграле в комплексной плоскости и разработанный Вайделихом [Л. 8], а позже И. С. Гоноровским [Л. 9].

Переходная функция, например, ток i , состоящая из суммы установившегося значения $i_{уст}$ и свободного $i_{св}$ токов может быть выражена интегралом

$$i = i_{уст} + i_{св} = \frac{1}{2\pi j} \int_{\sigma-j\infty}^{\sigma+j\infty} U(p)Y(p)e^{pt} dp,$$

где $U(p)$ — изображение входного напряжения:

$$U(p) = \int_0^{\infty} e^{-pt} u(t) dt;$$

$Y(p)$ — изображение переходной проводимости цепи.

Интеграл в комплексной плоскости при $t > 0$ равен сумме вычетов в полюсах $U(p)$ и $Y(p)$, расположенных на мнимой оси и слева от нее (рис. 1).

Если $u(t)$ задано тригонометрическим рядом Фурье, то $i_{уст}$ также получается как ряд Фурье. Чтобы получить выражение для $i_{уст}$ в виде суммы экспоненциальных и алгебраических функций, необходимо $u(t)$ задать уравнением.

Токи $i_{св}$ и $i_{уст}$ можно выразить такими же интегралами в комплексной плоскости, значения которых определяются для $i_{св}$ суммой вычетов только в полюсах $Y(p)$ и для $i_{уст}$ суммой вычетов только в полюсах $U(p)$. Тогда $i_{уст}$ определится как разность этих интегралов:

$$i_{уст} = i - i_{св} = \frac{1}{2\pi j} \int_{C_1} U(p)Y(p)e^{pt} dp - \frac{1}{2\pi j} \int_{C_2} Y(p)U(p)e^{pt} dp, \quad (5)$$

где C_2 — контур интегрирования, включающий только полюса $Y(p)$, расположенные левее мнимой оси (рис. 2).

Второй интеграл равенства (5) вычисляется легко, так как $Y(p)$ имеет ограниченное число полюсов. Вычисление первого

интеграла значительно упрощается, если учесть периодичность $u(t)$ и определять установившееся значение тока только для первого периода ($0 < t < T$). Тогда изображение входного периодического напряжения равно:

$$U(p) = \frac{\int_0^T U(t) e^{-pt} dt}{1 - e^{-pT}} = \frac{U_T(p)}{1 - e^{-pT}},$$

где $U_T(p) = \int_0^T U(t) e^{-pt} dt$ — изображение входного напряжения для первого периода с начала отсчета времени.

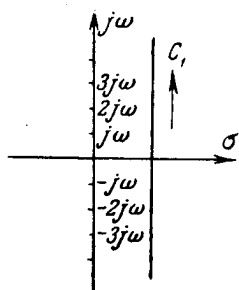


Рис. 1. Контур интегрирования, включающий только полюса $Y(p)$.

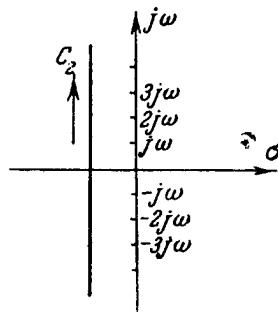


Рис. 2. Контур интегрирования, включающий полюса $U(p)$ и $Y(p)$.

Таким образом, $i_{уст}$ определяется как разность интегралов

$$i_{уст} = \int_{C_1} U_T(p) Y(p) e^{pt} dp - \int_{C_2} \frac{U_T(p)}{1 - e^{-pT}} Y(p) e^{pt} dp.$$

Первый интеграл определяется вычетами в полюсах всего подынтегрального выражения $[U_T(p) \text{ и } Y(p)]$, а второй интеграл только в полюсах $Y(p)$.

Описанный метод пригоден для любых корней. Однако ввиду относительной сложности его имеет смысл применять только для сложных цепей, когда применение других методов затруднительно. Кроме того, в случае еще и сложного вида кривых напряжения необходимо вычислять $i_{уст}$ для всех участков периода, что значительно усложняет метод.

4. Графоаналитические методы

К графоаналитическим методам относятся метод Чина [Л. 10] и метод В. Ф. Табачинского [Л. 11].

а) В методе Чина используется принцип наложения. Неси-

нусаидальное напряжение, например, прямоугольной формы, пилообразной, трапецидальной, повторяющейся экспоненты, раскладывается на сумму более простых кривых, сдвинутых во времени (рис. 3).

Установившаяся выходная функция равна сумме выходных функций от каждой составляющей кривой при устремлении числа составляющих к бесконечности.

Настоящий метод по сравнению с разложением в ряд Фурье короче и дает результат в виде суммы экспоненциальных и алгебраических функций. По сравнению с другими методами имеет простую и доступную математическую основу. Однако он менее точен, кропотлив и для сложных кривых напряжения рекомендован быть не может.

б) В. Ф. Табачинский предло-

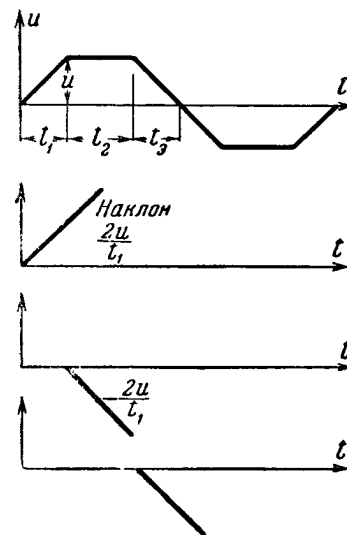


Рис. 3. Геометрическое разложение нелинейной кривой напряжения на более простые кривые, сдвинутые во времени.

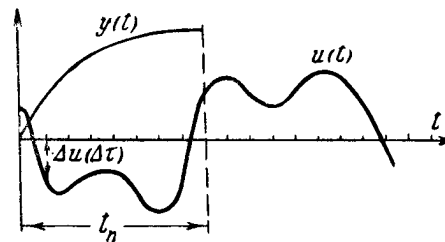


Рис. 4. Графическое определение времени продолжительности переходного процесса.

жил изящный метод графического построения приближенного выражения интеграла Дюамеля для нахождения установившегося значения тока (рис. 4).

В этом методе по кривой переходной проводимости графически определяется время t_n в течение которого заканчивается переходный процесс (время «практической продолжительности» переходного процесса).

Время t_n разбивается на m равных интервалов. Вправо от точки t_n по оси времени откладывается отрезок, равный исследуемому интервалу времени, и тоже разбивается на части такой же длительности, что и отрезок t_n . Кривая напряжения с заданной начальной ординатой строится вправо от точки t_n , а затем влево от точки t_n продолжается для отрицательного времени $u(-t)$.

По построенным кривым $y(t)$ и входного напряжения $u(t)$ вычисляются ординаты искомого тока по выражению

$$i_m = \sum_{q=0}^m y_k \Delta U_q,$$

где $i_m = i(m\Delta\tau)$;

$q + k = m$, индекс q изменяется от 0 до m , индекс k изменяется от m до 0.

Точность метода определяется погрешностью, с которой найдено время t_n , и числом интервалов, на которые разделено время t_n . Этот метод, как все графические методы, не дает аналитического выражения установившегося тока.

ЛИТЕРАТУРА

1. N. Marchand, The response of electrical networks to non-sinusoidal periodic waves, Proc. IRE, т. 29, 1941, № 5, стр. 330—333.
2. С. И. Куренев, Расчет цепей при периодических разрывных или импульсных напряжениях, „Электричество“, 1953, № 12.
3. Namlin, The response of a networks to an arbitrary periodic driving force, Journal of the Franklin Institute, т. 2333, 1942, № 3, стр. 257—270.
4. Т. А. Татур, Методы расчета установившихся токов в линейных электрических системах при несинусоидальных периодических напряжениях, Диссертация, МЭИ, 1947.
5. О. М. Богатырев, Метод расчета принужденного тока от периодической э. д. с. любой формы, „Электричество“, 1951, № 1.
6. Е. И. Баранчук, Переходные процессы в линейных электрических цепях с сосредоточенными постоянными при включении периодических э. д. с., „Радиотехника“, 1953, № 8.
7. Т. А. Татур, Расчет установившихся токов при несинусоидальных периодических напряжениях, Труды МЭИ, вып. 3, 1948.
8. D. L. Waldelich, Steady-state currents of electrical network, Journal of Applied Physics, т. 13, 1942, № 11, стр. 706—712.
9. И. С. Гоноровский, Радиосигналы и переходные явления в радиопеях, Связьиздат, 1954.
10. P. T. Chin, Circuit response to non-sinusoidal wave forms, Electronics, т. 17, 1944, № 10, стр. 138—141.
11. В. Ф. Табачинский, Графоаналитический метод определения тока при включении цепи на несинусоидальное напряжение, „Электричество“, 1953, № 11.
12. А. И. Лурье, Операционное исчисление, Гостехиздат, 1950.

ЭКВИВАЛЕНТНЫЕ СХЕМЫ АВТОТРАНСФОРМАТОРА

Канд. техн. наук, доцент Г. В. Зевеке

Часто при составлении эквивалентных схем для двухобмоточных трансформаторов и для автотрансформаторов не учитывают взаимной индуктивности между обмотками, обусловленной магнитным полем в воздухе. Такое допущение не соответствует действительности и оно не применяется при рассмотрении многообмоточных трансформаторов, так как приводит к неверным результатам. Такой теоретически неправильный подход к анализу явлений в двухобмоточном трансформаторе и в автотрансформаторе плох и в методическом отношении, так как отсутствие единообразия с анализом явлений в многообмоточных трансформаторах вызывает недоумение у учащихся. Эквивалентная

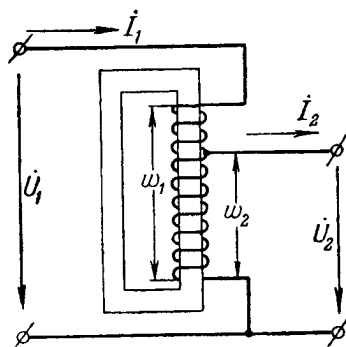


Рис. 1. Схема устройства автотрансформатора.

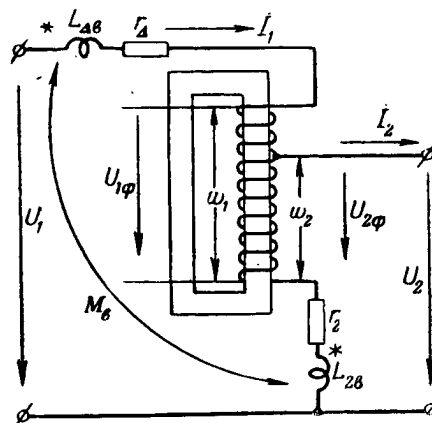


Рис. 2. Расчетная схема, содержащая автотрансформатор, который не имеет магнитного поля в воздухе и обмотка которого не обладает сопротивлением.

схема двухобмоточного трансформатора, учитывающая взаимную индуктивность между обмотками трансформатора, обусловленную магнитным полем в воздухе, известна в периодической литературе [Л. 1, 2]. Простой вывод такой схемы дан автором [Л. 3].

В настоящей статье дается аналогичный вывод для эквивалентной схемы автотрансформатора.

На рис. 1 и 2 показаны автотрансформатор и его расчетная схема. Элементы r_Δ и r_2 представляют сопротивления частей обмотки автотрансформатора, имеющих соответственно ω_1 — ω_2 витков и ω_2 витков. Элементы $L_{\Delta\sigma}$ и $L_{2\sigma}$, обладающие взаимной индуктивностью M_σ , учитывают для указанных частей обмотки магнитное поле в воздухе. Емкость между элементами обмотки и между обмоткой и сердечником не учитывается. Все

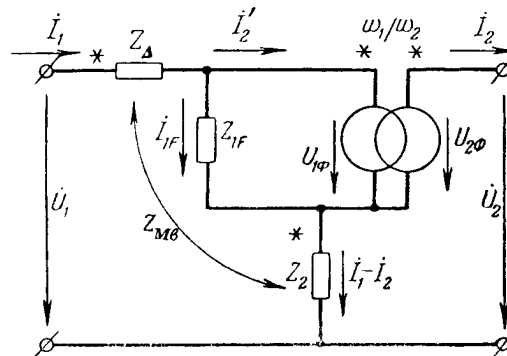


Рис. 3. Эквивалентная схема автотрансформатора, содержащая элементы, обладающие взаимной индуктивностью.

витки обмотки автотрансформатора в схеме рис. 2 пронизываются одинаковым магнитным потоком в стали Φ , и поэтому отношение напряжений

$$\frac{\dot{U}_{1\Phi}}{\dot{U}_{2\Phi}} = \frac{\omega_1}{\omega_2}.$$

Намагничивающая сила

$$\dot{F} = \omega_1 \dot{I}_1 - \omega_2 \dot{I}_2.$$

Представим ток \dot{I}_1 в виде двух составляющих:

$$\dot{I}_1 = \frac{\dot{F}}{\omega_1} + \frac{\omega_2}{\omega_1} \dot{I}_2 = \dot{I}_{1F} + \dot{I}_2',$$

где $\dot{I}_{1F} = \frac{\dot{F}}{\omega_1}$ — намагничивающая составляющая тока;

$\dot{I}_2' = \frac{\omega_2}{\omega_1} \dot{I}_2$ — нагрузочная составляющая тока.

Это выражение для тока \dot{I}_1 позволяет перейти к эквивалентной схеме (рис. 3), содержащей идеальный трансформатор с коэффициентом трансформации $n = \frac{\omega_1}{\omega_2}$. На схеме

$$Z_\Delta = r_\Delta + j\omega L_{\Delta\sigma}, \quad Z_2 = r_2 + j\omega L_{2\sigma}, \quad Z_{M\sigma} = j\omega M_\sigma$$

и Z_{1F} — сопротивление току I_{1F} . Напряжение

$$\dot{U}_{2\Phi} = \frac{\omega_2}{\omega_1} \dot{U}_{1\Phi} = \frac{\omega_2}{\omega_1} Z_{1F} I_{1F}.$$

Преобразуем эквивалентную схему таким образом, чтобы идеальный трансформатор был у ее выходных зажимов. Для этого составим уравнения по второму закону Кирхгофа для первичного и вторичного контуров (рис. 3):

$$\dot{U}_1 = (Z_\Delta + Z_2 + 2Z_{Ms}) I_1 + Z_{1F} I_{1F} - (Z_2 + Z_{Ms}) I_2,$$

$$\dot{U}_2 = \frac{\omega_2}{\omega_1} Z_{1F} I_{1F} + (Z_2 + Z_{Ms}) I_1 - Z_2 I_2.$$

Подставляя в эти уравнения $\dot{U}_2 = \frac{\omega_2}{\omega_1} \dot{U}'_2$ и $I_2 = \frac{\omega_1}{\omega_2} I'_2$, получим:

$$\dot{U}_1 = (Z_\Delta + Z_2 + 2Z_{Ms}) I_1 + Z_{1F} I_{1F} - (Z_2 + Z_{Ms}) \frac{\omega_1}{\omega_2} I'_2,$$

$$\frac{\omega_2}{\omega_1} \dot{U}'_2 = \frac{\omega_2}{\omega_1} Z_{1F} I_{1F} + (Z_2 + Z_{Ms}) I_1 - Z_2 \frac{\omega_1}{\omega_2} I'_2.$$

Подставляя в первое уравнение $I'_2 = I_1 - I_{1F}$, во второе $I_1 = I_{1F} + I'_2$ и умножая второе уравнение на $\frac{\omega_1}{\omega_2}$, получим:

$$\dot{U}_1 = \left[Z_\Delta + Z_2 + 2Z_{Ms} - \frac{\omega_1}{\omega_2} (Z_2 + Z_{Ms}) \right] I_1 + \left[Z_{1F} + \frac{\omega_1}{\omega_2} (Z_2 + Z_{Ms}) \right] I_{1F},$$

$$\dot{U}'_2 = -\frac{\omega_1}{\omega_2} \left[\left(\frac{\omega_1}{\omega_2} - 1 \right) Z_2 - Z_{Ms} \right] I'_2 + \left[Z_{1F} + \frac{\omega_1}{\omega_2} (Z_2 + Z_{Ms}) \right] I_{1F}.$$

Этим уравнениям соответствует искомая эквивалентная схема, показанная на рис. 4. Ее элементы

$$Z_I = Z_\Delta + Z_2 + 2Z_{Ms} - \frac{\omega_1}{\omega_2} (Z_2 + Z_{Ms}),$$

$$Z_{II} = \frac{\omega_1}{\omega_2} \left[\left(\frac{\omega_1}{\omega_2} - 1 \right) Z_2 - Z_{Ms} \right],$$

$$Z_{III} = Z_{1F} + \frac{\omega_1}{\omega_2} (Z_2 + Z_{Ms}).$$

Заметим, что практическая „точная“ эквивалентная схема для автотрансформатора (рис. 5), так же как и для трансформатора, основывается на Г-образной (точной) эквивалентной схеме для четырехполюсника [Л. 4]. Она отличается от схемы, приведенной в статье А. И. Даревского [Л. 4], лишь наличием идеального трансформатора с комплексным коэффициентом transforma-

ции, равным коэффициенту A четырехполюсника $\left(A = \frac{\dot{U}_{1x}}{\dot{U}_{2x}}\right)$. В таком виде практическая „точная“ эквивалентная схема давно известна в иностранной литературе [Л. 5, 6], однако ее вывод почему-то не связывался с общей теорией четырехполюсника, как

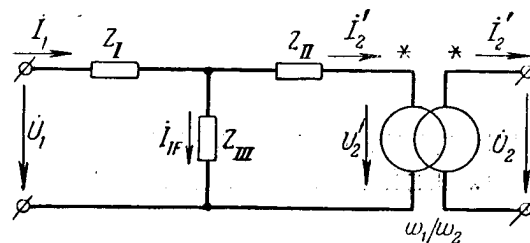


Рис. 4. Т-образная эквивалентная схема автотрансформатора.

это сделано в статье А. И. Даревского [Л. 4]. Обычно применяемые приближенные Г-образные эквивалентные схемы для трансформаторов и автотрансформаторов отличаются от точной Г-образной схемы (рис. 5) тем, что коэффициент трансформации

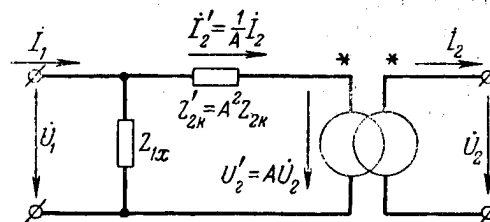


Рис. 5. Г-образная эквивалентная схема автотрансформатора.

идеального трансформатора принимают равным либо модулю коэффициента $A \left(a = \frac{U_{1x}}{U_{2x}}\right)$, либо отношению чисел витков $\frac{w_1}{w_2}$.

ЛИТЕРАТУРА

1. П. Л. Калантаров, Схема, эквивалентная трехобмоточному трансформатору, „Электричество“, 1948, № 3.
2. А. И. Вольдек, О схеме замещения трансформатора и ее параметрах, „Электричество“, 1952, № 8.
3. Г. В. Зевеке и П. А. Ионкин, Основы теории цепей, Госэнергоиздат, 1955.
4. А. И. Даревский, Заметки по теоретической электротехнике. Труды Московского энергетического института имени В. М. Молотова, вып. XIV, 1953.
5. Коллектив авторов, сотрудников Массачусетского технологического института, Magnetic Circuits and Transformers, 1943.
6. D. Morris, Some tests of a practical theory of the transformer. Pг. IEE, II, 1950, № 50.

ОБОБЩЕННЫЕ КООРДИНАТЫ ТОКОВ И НАПРЯЖЕНИЙ ДЛИННЫХ ЛИНИЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Канд. техн. наук, доцент Р. И. Караев

Введение

Проектирование и строительство линий весьма большой протяженности началось лишь за последнее десятилетие. До этого линии электрических систем имели длину, весьма малую по сравнению с длиной волны 50 гц. Поэтому переходные процессы в длинных линиях раньше интересовали практику лишь в связи с проблемой атмосферных перенапряжений, условий работы изоляции, гроззащиты и т. п. Эти вопросы решались применением метода наложения электромагнитных волн [Л. 1].

В настоящее время постановка рассматриваемого вопроса изменилась в корне. Появились линии с напряжением 400 кв. Вследствие значительной длины линии и наличия продольной и поперечной компенсации в установках 400 кв могут возникнуть качественно новые явления, не имеющие место в линиях меньшего напряжения. В связи с этим по-новому ставятся вопросы о внутренних перенапряжениях [Л. 2, стр. 88].

Осложнились и условия работы релейной защиты линий. Основная защита линий 400 кв реагирует через два периода частоты 50 гц после начала короткого замыкания, т. е. в условиях переходного процесса в линии [Л. 3 и 4].

При коротком замыкании напряжения в отдельных частях системы (имеющей хотя бы частично заземленные нулевые точки), как правило, не повышаются. В связи с этим трансформаторы и реакторы, предназначенные для компенсации естественного емкостного эффекта линии, продолжают работать в пределах линейной части характеристик. Это значительно упрощает задачу, так как в связи с этим расчету подлежит схема, составленная из линейных элементов. В связи с этим ограничимся рассмотрением лишь линейной задачи.

В новых условиях обнаружилась недостаточная разработка соответствующего раздела теоретической электротехники. Даже линейная задача не была обеспечена необходимым вычислительным аппаратом, дающим возможность найти переходный про-

цесс при коротких замыканиях и других нарушениях нормального режима работы линий. Метод наложения волн [Л. 1] непригоден для выполнения расчетов на относительно больших интервалах времени.

Большую помощь в этом вопросе оказали динамические трехфазные модели электрических систем [Л. 5]. Однако результаты исследований на моделях должны быть дополнены аналитическими расчетами процессов.

Следует отметить, что заграничная литература по этому вопросу весьма ограничена. Получили освещение лишь отдельные элементы этой задачи, а именно вопросы преобразования трехфазных систем в однофазные, применение однофазных расчетных столов [Л. 6], попытки использования операторного метода [Л. 7] и т. д. Удовлетворительного аналитического решения задачи в этой литературе нет. Это, очевидно, объясняется отчасти тем, что за рубежом строительство и проектирование линий весьма большой протяженности не получили того размаха, как у нас в СССР.

Рассматриваемому вопросу в СССР за последние 5—6 лет уделялось много внимания. Изучались возможности применения уже известных методов расчета: операторного метода [Л. 8], интеграла Фурье [Л. 9], метода характеристик [Л. 10]. Были предложены новые методы расчета, например «метод приведения к установившемуся режиму» [Л. 11]. Эти работы выявили возможности этих методов.

Отметим кратко, что все эти методы предполагают лишь численное решение задачи, которое иногда получается громоздким. Частотные методы [Л. 9 и 11] предполагают применение расчетных столов, которые должны значительно облегчить получение результатов при расчете сложных схем. При этом получается, что время, затрачиваемое на расчет, и трудности этого расчета мало зависят от сложности рассчитываемой цепи. Поэтому частотные методы имеют преимущество и получают распространение для расчетов весьма сложных цепей, но не целесообразны для расчетов и исследований цепей малой и средней сложности. В некоторых из этих методов [Л. 8, 9 и 11] расчеты производятся не с самими физическими величинами (с токами и напряжениями), а с их изображениями. Поэтому они не обладают наглядностью и не могут быть хорошей основой для изучения теории переходных процессов в длинных линиях. Учитывая вышеуказанное, нельзя считать, что задача о переходных процессах в длинных линиях уже получила удовлетворительное решение. Такое решение естественно было бы искать в курсах математической физики [Л. 12 и др.], где вопросу об интегрировании дифференциальных уравнений интересующего нас типа уделено большое внимание. Однако подробно разработанный классический метод собственных функций до сих пор не получил применения при решении рассматриваемого вопроса. Дело в том, что задача Штурма-Лиувилля предполагает лишь «самосопряженные» гра-

нические условия на концах системы с распределенными параметрами (холостой ход или короткое замыкание, либо условия, которые явно не зависят от времени).

Если в качестве основной расчетной величины, как это сделано ниже, принять заряд

$$Q(x, t) = \sum_k p_k(t) X_k(x), \quad (1)$$

проходящий через поперечное сечение провода линии, который связан с током и напряжением в том же сечении соотношениями:

$$i(x, t) = -\frac{\partial Q(x, t)}{\partial t}, \quad (2)$$

$$u(x, t) = -\frac{1}{C_A} \frac{\partial Q(x, t)}{\partial x}, \quad (3)$$

где C_A — емкость линии на единицу длины, то указанному выше требованию будет удовлетворять лишь граничное условие емкости (рис. 1, а)

$$u_C = \frac{1}{C} \int i_C dt,$$

или

$$\left| -\frac{1}{C_A} \frac{\partial Q}{\partial x} = \frac{Q}{C} \right|_{x=x_1}. \quad (4)$$

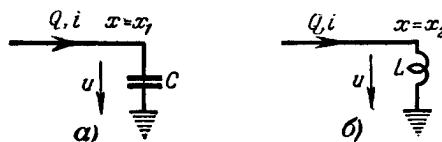


Рис. 1. Краевые условия длинной линии.

Действительно, подставляя в равенство (4) выражение для заряда (1), получаем соотношение

$$-\frac{1}{C_A} \frac{dX_k}{dx} = \frac{X_k}{C},$$

обеспечивающее „самосопряженные“ граничные условия.

Однако условие индуктивности (рис. 1, б)

$$u_L = L \frac{di}{dt}, \text{ или } \left| -\frac{1}{C_A} \frac{\partial Q}{\partial x} = L \frac{\partial^2 Q}{\partial t^2} \right|_{x=x_2} \quad (5)$$

не будет удовлетворять указанным требованиям. В связи с этим ортогональность функций так, как это формулируется в задаче Штурма-Лиувилля, не будет иметь место, т. е.

$$\int_0^l X_k(x) X_n(x) dx \neq 0.$$

Имеется и другая возможность, а именно произведем замену переменных и в качестве основной расчетной величины примем напряжение (3). Но тогда «самосопряженные» краевые условия не получаются при наличии сосредоточенной емкости.

Таким образом, схемы компенсированных линий электрических систем не удовлетворяют ограничениям задачи Штурма-Лиувилля, и потому метод ортогональных функций в том виде, как он обычно дается в курсах математической физики, не может быть использован для решения рассматриваемой задачи.

Однако, если вычисления распространить не только на линию, как это сделано выше, но и на всю систему в целом, ортогональность собственных функций в обобщенном смысле все же будет иметь место в схеме без потерь — см. приложение. Вычисления получаются наглядными и простыми, если в качестве расчетного аппарата применить уравнение Лагранжа (обобщенные координаты). Метод этот разработан для механических систем [Л. 13 и 14], в частности на классическом примере гибкой нити. Применяя электромеханическую аналогию Максвелла (первая система [Л. 15]), эти результаты мы частично сможем использовать и для решения рассматриваемой нами задачи.

При расчете трехфазных систем применяются преобразования их в однофазные схемы последовательностей, соединенных в соответствии с рассматриваемым видом коммутации (повреждения) в трехфазной цепи. Если коммутации предшествует режим так называемой нормальной нагрузки, то его можно выделить, применяя метод наложения, и найти отдельно символическим методом. Таким образом, наша задача сводится к выводу формул включения синусоидальной э. д. с. на линейные однофазные схемы, при нулевых начальных условиях.

Метод обобщенных координат [Л. 18]. Как известно, переходные процессы в длинных линиях описываются уравнениями в частных производных:

$$-\frac{\partial u}{\partial x} = r_a i + L_a \frac{\partial i}{\partial t}, \quad -\frac{\partial i}{\partial x} = C_a \frac{\partial u}{\partial t},$$

где r_a , L_a и C_a — активное сопротивление, индуктивность и емкость (первичные параметры) линии на единицу длины.

Подставляя в эти уравнения соотношения (2) и (3), получаем для заряда уравнение в частных производных:

$$v^2 \frac{\partial^2 Q}{\partial x^2} = \frac{r_a}{L_a} \frac{\partial Q}{\partial t} + \frac{\partial^2 Q}{\partial t^2}, \quad (6)$$

где $v = \frac{1}{\sqrt{L_a C_a}}$ — скорость распространения электромагнитных волн в линии без потерь.

Для решения задачи, кроме дифференциального уравнения, необходимо еще знать краевые и начальные условия.

Краевые условия могут быть получены из схемы включения линии. Так как предполагается применить принцип наложения, начальные условия будут:

$$Q(x, 0) = 0, \quad \left| \frac{\partial Q(x, t)}{\partial t} \right|_{t=0} = 0. \quad (7)$$

Применим метод разделения переменных Фурье—Бернулли [Л. 12], т. е. будем искать решение в виде произведения двух множителей

$$Q(x, t) = \sum_k p_k(t) X_k(x).$$

Подставим одно частное решение в уравнение (6). Получим:

$$X_k''(x) + \frac{\lambda_k}{v^2} X_k(x) = 0, \quad (8)$$

$$p_k''(t) + \frac{r_a}{L_a} p_k'(t) + \lambda_k p_k(t) = 0. \quad (9)$$

При этой же подстановке краевые условия (4) и (5) запишутся в виде:

$$\begin{aligned} \left| X_k'(x) + \frac{C_a}{C} X_k(x) \right|_{x=x_1} &= 0, \\ \left| X_k'(x) + LC_a \frac{p_k''(t)}{p_k(t)} X_k(x) \right|_{x=x_2} &= 0. \end{aligned} \quad (10)$$

Начальные условия (7) для любой координаты x будут:

$$p_k(0) = 0, \quad \left| p_k'(t) \right|_{t=0} = 0. \quad (11)$$

Таким образом, вместо задачи интегрирования уравнения в частных производных мы имеем две, но более простые задачи, а именно:

- 1) нахождение решения обыкновенного дифференциального уравнения (8), которое удовлетворяло бы граничным условиям (10), т. е. условиям в разных точках линии ($x = x_1$ и $x = x_2$), и
- 2) задача интегрирования обыкновенного дифференциального уравнения (9) с начальными условиями (11).

Первая задача распадается на два вопроса, а именно:

а) нахождение форм колебаний $X_k(x)$, которые назовем „функциями распределения“, и

б) нахождение фундаментальных, или собственных чисел λ_k , при которых существует решение краевой задачи.

Предположим, что наша система содержит m линий или участков линии, имеющих разные первичные параметры и длины.

Проинтегрируем уравнение (8) и запишем выражение заряда для любой из этих линий в виде:

$$Q_{(m)}(x, t) = \sum_{k=1}^{\infty} p_k(t) \left[A_{k(m)} \sin \frac{\omega_k}{v_{(m)}} x + \right. \\ \left. + B_{k(m)} \cos \frac{\omega_k}{v_{(m)}} x \right] + p_0(t) X_{0(m)}, \quad (12)$$

где $\omega_k = \sqrt{\lambda_k}$ — частоты собственных колебаний системы;
 $p_0(t)X_{0(m)}$ — слагаемая в составе заряда, соответствующая колебанию $\omega_k = 0$, которая подробно будет рассмотрена ниже.

Выражения (12) для каждого корня k содержат $2m$ постоянных интегрирования, которые должны быть определены из краевых условий линий (или участков линии). При этом необходимо иметь в виду, что в схемах длинных линий электрических систем токораспределение в основном определяется реактивными элементами системы, так как активные сопротивления относительно невелики и влияют на токораспределение незначительно. Для упрощения задачи постоянные $A_{k(m)}$ и $B_{k(m)}$ будем находить в схеме без потерь¹.

Из имеющихся в схеме $2m$ краевых условий, одно из них включает э. д. с. источника питания и пишется различно для свободного и полного режимов. Вначале реализуем $2m-1$ условий, не включающих источник питания, и с помощью их исключим $2m-1$ постоянных. Последнюю постоянную определять не будем, так как ее можно включить в состав пока неизвестного множителя $p_k(t)$, который в связи с этим запишем в виде $q_k(t)$.

Таким образом, функции распределения

$$X_{k(m)}(x) = N_{k(m)} \sin \left(\frac{\omega_k}{v_{(m)}} x + \psi_{k(m)} \right), \quad (13)$$

(где $N_{k(m)}$ и $\psi_{k(m)}$ — известные величины, полученные в результате определения постоянных $A_{k(m)}$ и $B_{k(m)}$) станут нам известными после реализации $2m-1$ краевых условий, причем они будут иметь разные значения для отдельных участков линии и не будут зависеть от величины питающей э. д. с.

¹ При простейших краевых условиях, соответствующих в свободном режиме короткому замыканию или холостому ходу на концах линии, это упрощение никаких погрешностей не вносит. При других краевых условиях (например, при индуктивной нагрузке) погрешности возникают в той мере, в какой соотношение между активным сопротивлением и индуктивностью линии r_L/L_L отличается от того же соотношения для нагрузки R_N/L_N .

Теперь перепишем последнее, пока неиспользованное, краевое условие, исключив из его состава, э. д. с. Полученное равенство, соответствующее свободному режиму, может быть использовано для составления характеристического уравнения системы без потерь, если в него подставить выражение зарядов $Q_{(m)}$ (12), при известных функциях распределения (13).

Корни этого уравнения дадут частоты собственных колебаний рассматриваемой системы. Для системы с распределенными параметрами это уравнение трансцендентно и имеет бесконечное количество корней. Таким образом, решен и второй вопрос краевой задачи.

Переходим к решению задачи с начальными условиями. Рассматривая выражение для зарядов

$$Q_{(m)}(x, t) = \sum_{k=1}^{\infty} q_k(t) N_{k(m)} \sin\left(\frac{\omega_k}{v_{(m)}} x + \psi_{k(m)}\right) + Q_{0(m)}, \quad (14)$$

замечаем, что множители $q_k(t)$ имеют одно и то же значение во всех точках системы. Эти величины являются „обобщенными координатами“ системы и могут быть вычислены с помощью уравнения Лагранжа.

Обобщенные координаты и уравнение Лагранжа с целью исследования переходного процесса в распределенной системе были применены Релеем в классическом труде «Теория звука» [Л. 13]. В других работах по теории колебаний, за редким исключением, этот метод применялся лишь к дискретным системам. В электротехнической литературе этому вопросу уделялось весьма мало внимания, причем рассматривались возможности исследований цепей лишь с сосредоточенными параметрами.

Уравнение Лагранжа для системы с потерями [Л. 13, стр. 124]:

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{\partial T}{\partial \dot{q}_k} \right) + \frac{\partial V}{\partial q_k} + \frac{\partial F}{\partial \dot{q}_k} = \dot{f}_k, \quad k = 1, 2, 3, \dots, \quad (15)$$

где T — энергия магнитного поля (кинетическая энергия) рассматриваемой системы в целом;

V — энергия электрического поля (потенциальная энергия);

F — функция рассеяния электромагнитной энергии (в системе без потерь $F = 0$);

\dot{f}_k — обобщенная сила¹.

¹ Для того, чтобы составить выражение для обобщенной силы \dot{f}_k , надо дать приращение обобщенной координате q_k и вычислить заряд $\Delta Q_{уст}$, который пройдет через источник, питающий схему. Энергию, выработанную источником, необходимо приравнять работе обобщенной силы. Поэтому:

$$\dot{f}_k = \frac{\Delta Q_{уст}}{\Delta q_k} u_{уст}.$$

Перейдем к вычислению энергетических функций T , V и F .
Энергия магнитного поля системы равна:

$$\begin{aligned} T &= \sum_{(m)} \int_{l(m)} \frac{L_{\lambda(m)}}{2} i_{(m)}^2 dx + \sum_{\xi} \frac{L_{\xi}}{2} i_{L\xi}^2 = \\ &= \int_{l(m)} \frac{L_{\lambda(m)}}{2} \left(\frac{\partial Q_{(m)}}{\partial t} \right)^2 dx + \sum_{\xi} \frac{L_{\xi}}{2} \left(\frac{\partial Q_{L\xi}}{\partial t} \right)^2, \end{aligned} \quad (16)$$

где L_{ξ} — сосредоточенная индуктивность;

$Q_{L\xi}$ — заряд, проходящий через индуктивность L_{ξ} , который легко связать с $Q_{(m)}$ (см. пример).

Подставляя значения $Q_{(m)}$ (14) в выражение для энергии магнитного поля системы (16), получим ее в виде квадратичной функции от производных обобщенных координат:

$$\begin{aligned} T &= \frac{1}{2} a_1 (q'_1)^2 + \frac{1}{2} a_2 (q'_2)^2 + \frac{1}{2} a_3 (q'_3)^2 + \dots + \\ &+ a_{12} q'_1 q'_2 + a_{13} q'_1 q'_3 + a_{23} q'_2 q'_3 + \dots = \\ &= \sum_n \left[\frac{a_k}{2} (q'_k)^2 + \sum_{n \neq k} a_{kn} q'_k q'_n \right], \end{aligned} \quad (16a)$$

$$k = 0, 1, 2, \dots;$$

$$n = 0, 1, 2, \dots$$

Энергия электрического поля системы равна:

$$V = \sum_{(m)} \int_{l(m)} \frac{1}{2C_{\lambda(m)}} \left(\frac{\partial Q_{(m)}}{\partial x} \right)^2 dx + \sum_{\eta} \frac{Q_{C\eta}^2}{2C_{\eta}}, \quad (17)$$

где C_{η} — сосредоточенная емкость;

$Q_{C\eta}$ — заряд той же емкости,

и может быть представлена в виде квадратичной функции от обобщенных координат:

$$V = \sum_k \left[\frac{c_k}{2} q_k^2 + \sum_{n \neq k} c_{kn} q_k q_n \right], \quad k = 1, 2, 3, \dots; \quad n = 1, 2, 3, \dots \quad (17a)$$

Основываясь на известной теореме алгебры, в силу которой всякие две однородные квадратичные функции могут быть приведены с помощью линейных преобразований к суммам квадратов, Релей указывает, что коэффициенты a_{kn} и c_{kn} при попарных произведениях могут быть сделаны равными нулю [Л. 13, стр. 129].

Тогда потенциальная V и кинетическая T энергии будут записаны в виде суммы квадратов координат (и соответственно их скоростей).

Что такое преобразование всегда возможно для колебательных систем, доказано, например, в [Л. 14, стр. 201—204].

В приложении доказано, что в схемах длинных линий без потерь указанное выше линейное преобразование функций T и V не требуется, если эти энергии подсчитаны во всей системе в целом. Эти выражения не будут содержать попарных произведений координат и запишутся в виде:

$$T = \sum_k \frac{a_k}{2} (q'_k)^2, \quad (18)$$

$$k = 0, 1, 2, 3, \dots;$$

$$V = \sum_k \frac{c_k}{2} q_k^2, \quad (19)$$

$$k = 1, 2, 3 \dots$$

Подставляя (18) и (19) в уравнение Лагранжа (15) ($F=0$), получаем для каждой обобщенной координаты обыкновенное дифференциальное уравнение

$$a_k q_k'' + c_k q_k = f_k, \quad (20)$$

интегрируя которое, находим обобщенные координаты q_k , а значит, и искомые токи и напряжения в рассматриваемой системе.

Коэффициенты a_k и c_k равны:

$$a_k = \frac{\partial T}{\partial q'_k} : q'_k, \quad (21)$$

$$c_k = \frac{\partial V}{\partial q_k} : q_k. \quad (22)$$

Отсутствие попарных произведений в составе выражений кинетической и потенциальной энергии («координаты нормальны») идентично ортогональности собственных функций [Л. 13, стр. 150].

Таким образом, наше решение мы получаем в виде ряда ортогональных функций, а как известно, ортогональные функции аппроксимируют данную функцию в смысле метода наименьших квадратов наилучшим образом, т. е. с наименьшей «средней квадратичной ошибкой» [Л. 12, стр. 45]. Это означает, что при том же количестве учтенных членов ряд ортогональных функций даст лучшее приближение к действительности, чем какие-либо

другие функции. Указанное является одним из преимуществ рассматриваемого метода (так же как и операторного метода при применении теоремы разложений [Л. 8]).

Подставляя в уравнение (20) свободную слагаемую обобщенной координаты:

$$q_{k\text{св}} = g_k \sin \omega_k t + h_k \cos \omega_k t,$$

получим соотношение

$$c_k = \omega_k^2 a_k. \quad (23)$$

Корни характеристического уравнения рассматриваемой системы без потерь ω_k известны. Поэтому при выполнении расчетов нет необходимости в вычислении обоих видов энергии

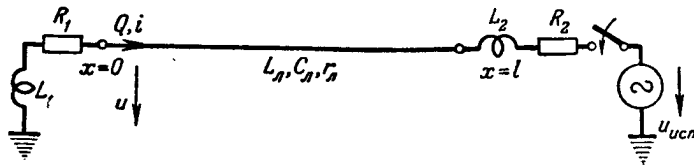


Рис. 2. Схема для вычисления аварийной слагаемой тока трехфазного короткого замыкания.

T и V . Достаточно подсчитать лишь одну из них, используя при определении коэффициентов соотношение (23).

В схемах длинных линий электрических систем количество сосредоточенных емкостей обычно бывает меньше, чем сосредоточенных индуктивностей. Поэтому проще составить выражение для энергии электрического поля.

Если оба конца линии глухо заземлены непосредственно или через источник э. д. с. или соединены с нейтралью через индуктивность, то характеристическое уравнение имеет корень $k=0$ (например, в схеме рис. 2).

Учитывая, что нами принята первая аналогия Максвелла [Л. 15], отметим, что в системе гибкой нити указанным выше граничным условиям будут соответствовать либо свободные концы, либо свободные концы с сосредоточенными грузами. При таких граничных условиях возможно неограниченное перемещение всей нити в целом. Ввиду отсутствия практического интереса к этой системе она ни у Релея, ни у других авторов не рассматривалась.

Однако в наших схемах в составе характеристического уравнения корень $k=0$ встречается часто и соответствующая слагаемая имеет заметное значение в составе искомых величин.

Согласно соотношению (23) коэффициент c_0 , соответствующий корню $k=0$, равен нулю. В связи с этим в выражении энергии электрического поля V (19) выпадает соответствующая сла-

гаемая. Поэтому уравнение Лагранжа (15) для корня $k=0$ будет иметь укороченный вид и при наличии потерь запишется:

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{\partial T}{\partial \dot{q}_0'} \right) + \frac{\partial F}{\partial q_0'} = f_0, \quad (24)$$

где q_0 — обобщенная координата, соответствующая $k=0$;
 f_0 — отвечающая ей обобщенная сила.

Уравнению (24) соответствует схема с нулевыми емкостями, т. е. составленная только из индуктивностей и активных сопротивлений рассматриваемой длинной линии. Расчет схемы с нулевыми емкостями дает возможность найти слагаемые тока i_0 и напряжения u_0 , соответствующие корню $k=0$.

Для того чтобы ввести в состав дифференциальных уравнений для обобщенных координат слагаемую, учитывающую активные потери в схеме, подсчитаем функцию рассеяния F . Она может быть составлена, если известна закономерность распределения токов. Ее дает схема без потерь. Функция рассеяния равна:

$$F = \sum_{(m)} \int \frac{r_{A(m)}}{2} i_{(m)}^2 dx + \sum_{\sigma} \frac{R_{\sigma}}{2} i_{R\sigma}^2, \quad (25)$$

где $r_{A(m)}$ — активное сопротивление линии на единицу длины;
 R_{σ} — сосредоточенное активное сопротивление.

Она приводится к сумме квадратов координат только в тех случаях, когда имеет ту же структуру, как и выражение энергии магнитного поля T (16). (В этом случае колебания затухают с одинаковой скоростью, т. е. коэффициенты затухания δ_k не зависят от индекса k).

Это полностью имело бы место, если бы в схеме (рис. 2), последовательно с сосредоточенными индуктивностями L были бы включены активные сопротивления $R = L \frac{r_A}{L_A}$.

В реальных случаях попарные произведения в составе функции рассеяния F сохраняются и уравнения Лагранжа (15) и (24) после подстановки функций T , V и F приводятся к системе $k+1$ обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$a_k q_k'' + \omega_k^2 a_k q_k + b_k q_k' + \Delta \sum_{n \neq k} b_{kn} q_n' = f_k, \quad k = 0, 1, 2, \dots, \quad (26)$$

решение которой дает обобщенные координаты рассматриваемой системы.

* Слагаемые $\sum b_{kn} q_n'$ имеют второстепенное значение в составе дифференциальных уравнений (26). На это и указывает „малый параметр“ Δ .

В некоторых схемах активные потери обусловлены лишь сопротивлениями проводов линии, величина которых незначительна. Это имеет место, например, в схемах трехфазного или двухфазного короткого замыкания в линии. В этих условиях с достаточной для практики точностью мы можем принять коэффициенты $b_{kn}=0$, что незначительно отразится на точности расчетов. Тогда система (26) распадется на независимые уравнения

$$a_k q_k'' + \omega_k^2 a_k q_k + b_k q_k' = j_k, \quad k = 1, 2, 3, \dots, \quad (27)$$

$$a_0 q_0'' + b_0 q_0' = j_0, \quad (28)$$

решение которых не представляет никаких трудностей.

Таким образом, чтобы найти переходный процесс, вызванный трехфазным или двухфазным коротким замыканием, необходимо, помимо энергии электрического поля V (17), найти функцию рассеяния F (25) и на базе ее коэффициенты рассеяния:

$$b_k = \frac{\partial F}{\partial q_k'} : q_k', \quad k = 0, 1, 2, 3, \dots \quad (29)$$

При этом предполагается, что распределение токов в схеме в основном определяется ее реактивными элементами.

После этого необходимо проинтегрировать дифференциальные уравнения (27) и (28) (см. пример).

В расчетах однофазного и двухфазного коротких замыканий на землю наибольшее значение имеет сопротивление земли, участвующее в схеме нулевой составляющей. Как известно [Л. 16], это сопротивление пропорционально частоте тока и равно:

$$r_{з.к} = 1,5\pi \cdot 10^{-4} \omega_k \text{ [ом/км]}, \quad (30)$$

т. е. будет зависеть от индекса k .

Индуктивность линии в схеме нулевой составляющей также меняется в зависимости от частоты тока, но незначительно [Л. 8]. Считаем ее неизменной.

Попарные произведения в составе функций рассеяния F сохраняются и в схемах с замыканием на землю имеют влияние на результаты расчета.

Применяя метод последовательных приближений [Л. 17], вначале мы будем искать решение, соответствующее $\Delta = 0$. Тогда система (26) распадется на независимые уравнения (27), интегралы которых равны:

$$q_{kl} = q_{km} \left\{ -\cos(\omega t + \psi - \varphi_k) + e^{-\delta_k t} \left[\left(\frac{\delta_k}{\omega_k} \cos(\psi - \varphi_k) - \right. \right. \right. \\ \left. \left. \left. - \frac{\omega}{\omega_k} \sin(\psi - \varphi_k) \right) \sin \omega_{kr} t + \cos(\psi - \varphi_k) \cos \omega_{kr} t \right] \right\}, \quad (31)$$

где $q_{km} = -\frac{f_{k,m} \sin \varphi_k}{(\omega_k^2 - \omega^2) a_k}$ максимальное значение обобщенной координаты,

$$\delta_k = \frac{b_k}{2a_k} - \text{коэффициент затухания} \quad (32)$$

$$\operatorname{tg} \varphi_k = -\frac{\omega_k^2 - \omega^2}{2\delta_k \omega}, \quad (33)$$

$$\omega_{kr} = \sqrt{\omega_k^2 - \delta_k^2}. \quad (34)$$

Подготовим величину, которая ниже войдет в состав формул тока:

$$q'_{kl} = q_{km} \omega \left\{ \sin(\omega t + \psi - \varphi_k) - e^{-\delta_k t} \left[\sin(\psi - \varphi_k) \cos \omega_{kr} t + \right. \right. \\ \left. \left. + \frac{\omega_{kr}}{\omega} \cos(\psi - \varphi_k) \sin \omega_{kr} t - \frac{\delta_k}{\omega_{kr}} \sin(\psi - \varphi_k) \sin \omega_{kr} t \right] \right\}. \quad (35)$$

Та же величина, но для $k=0$ [уравнение (28)], равна:

$$q'_{0l} = q_{0m} \omega (\sin(\omega t + \psi - \varphi_0) - e^{-\delta_0 t} \sin(\psi - \varphi_0)), \quad (36)$$

где q_{0m} — максимальное значение обобщенной координаты для $k=0$, вычисляемое по данным конкретной схемы (см. пример);

$$\delta_0 = \frac{b_0}{a_0}, \quad (37)$$

$$\operatorname{tg} \varphi_0 = \frac{\omega}{\delta_0}. \quad (38)$$

Для того чтобы найти второе приближение q_{kII} , необходимо в главные члены

$$a_k q_k'' + \omega_k^2 a_k q_k + b_k q_k'$$

уравнений (26) подставить значение

$$q_k = q_{kl} + \Delta q_{kII},$$

а в сумму $\Delta \Sigma b_{kn} q'_{nl}$, имеющую второстепенное значение, величину

$$q_k = q_{kl}.$$

Объединяя члены с „малым параметром“ Δ , получим дифференциальное уравнение для определения второго приближения:

$$a_k q_{kII}'' + \omega_k^2 a_k q_{kII} + b_k q_{kII}' = - \sum_{\substack{n=0 \\ (n \neq k)}}^{\infty} b_{kn} q'_{nl}, \quad (39) \\ k=0, 1, 2, \dots$$

Применяя формулу Дюамеля, найдем:

$$q_{kII}(t) = \int_0^t \frac{e^{-\delta_k(t-\lambda)} \sin \omega_{kr}(t-\lambda)}{a_k \omega_{kr}} \left[- \sum_{\substack{n=0 \\ (n \neq k)}}^{\infty} b_{kn} q'_{nl}(\lambda) \right] d\lambda, \quad (40)$$

где q_{nl} может быть получено из (35) и (36) при соответствующем изменении индекса.

Так как q_{kII} есть только уточнение основного решения, в дальнейших вычислениях учтем, что $\delta_k \ll \omega_k$. Получаем:

$$q_{kII} = \frac{\omega}{a_k \omega_{kr}} \sum_{\substack{n=0 \\ (n \neq k)}}^{\infty} b_{kn} q_{nm} \times \\ \times \left[\frac{-\omega_{kr} \sin(\omega t + \psi - \varphi_n) + \omega e^{-\delta_k t} \sin(\omega_{kr} t + \psi - \varphi_n)}{\omega_{kr}^2 - \omega^2} + \right. \\ \left. + \frac{\omega_{kr} \sin(\psi - \varphi_n) (e^{-\delta_n t} \cos \omega_{nr} t - e^{-\delta_k t} \cos \omega_{kr} t) +}{\omega_{kr}^2 - \omega^2} \rightarrow \right. \\ \left. + \frac{\frac{\omega_n}{\omega} \cos(\psi - \varphi_n) (\omega_{kr} e^{-\delta_n t} \sin \omega_{nr} t - \omega_{nr} e^{-\delta_k t} \sin \omega_{kr} t)}{-\omega_{nr}^2} \right], \quad (41)$$

$$(k=0, 1, 2, \dots)$$

$$q'_{kII} = \sum_{\substack{n=0 \\ (n \neq k)}}^{\infty} \frac{b_{kn} q_{nm}}{a_k} \left\{ \frac{\omega^2}{\omega_{kr}^2 - \omega^2} \left[-\cos(\omega t + \psi - \varphi_n) + \right. \right. \\ \left. \left. + e^{-\delta_k t} \cos(\omega_{kr} t + \psi - \varphi_n) \right] - \right. \\ \left. - \frac{\omega \sin(\psi - \varphi_n) (\omega_{nr} e^{-\delta_n t} \sin \omega_{nr} t - \omega_{kr} e^{-\delta_k t} \sin \omega_{kr} t)}{\omega_{kr}^2 - \omega^2} \rightarrow \right. \\ \left. \rightarrow \frac{-\omega_{nr}^2 \cos(\psi - \varphi_n) (e^{-\delta_n t} \cos \omega_{nr} t - e^{-\delta_k t} \cos \omega_{kr} t)}{-\omega_{nr}^2} \right\}, \quad (42)$$

$$k=0, 1, 2, \dots$$

Второе приближение q_{kII} отличается по фазе от первого на $\frac{\pi}{2}$ и, в основном, уточняет активные слагаемые токов.

Всегда можно ограничиться вторым приближением, не вычисляя третьего q_{kIII} . Кроме того, почти всегда для практических расчетов необходимая точность достигается уже первым приближением и поэтому формулы (41) и (42) могут быть использованы лишь для контроля погрешности.

Влияние активных сопротивлений на токораспределение в схеме больше всего сказывается при определении слагаемых, соответствующих корню $k=0$. Поэтому в сложных, разветвленных схемах с нулевыми емкостями при наличии больших активных сопротивлений во избежание погрешностей соответствующие слагаемые токов и напряжений рекомендуется вычислять непосредственным расчетом этих схем, без применения укороченного уравнения Лагранжа (24).

Токи и напряжения вычисляются с помощью равенств (14), (2) и (3). Эти формулы при несимметричных коротких замыканиях дают лишь составляющие величины. Зная их, с помощью известных соотношений в системе $\alpha\beta 0$ (см. [Л. 10]) можно вычислить фазные токи и напряжения трехфазной системы.

Выше одновременно со свободными слагаемыми токов и напряжений вычислялись и принужденные значения рассматриваемых величин. Они, конечно, могут быть найдены и отдельно с помощью символического метода и использованы в качестве частичной проверки расчетов, выполненных методом обобщенных координат.

Выводы

1. В отличие от других методов расчета переходных процессов в длинных линиях [Л. 8—11] метод обобщенных координат приводит к решению в виде готовых формул. Решение в общем виде дает возможность проанализировать процесс в зависимости от изменений параметров и способствует взаимной проверке формул; вычисления при конкретных расчетах получаются проще. Решение обладает наглядностью, так как все вычисления физически обоснованы.

2. Для расчета сложных схем, для которых искомые выражения получаются слишком громоздкими, будут более целесообразны частотные методы [Л. 9 и 11], которые сочетаются с применением расчетных столов, а также вычислительные машины. Отметим, что в расчетах, выполняемых без учета емкостного эффекта линий, имеет место та же ситуация: сложные схемы рассчитываются с помощью расчетных столов, а несложные — аналитическим путем.

3. Решение получается в виде почти-периодических функций, первые несколько членов ряда которых дают приближение, достаточное для практических расчетов. Формулы имеют структуру, связанную с собственными колебаниями системы. Такое решение имеет преимущество, когда расчеты предназначены для изучения условий работы релейной защиты [Л. 8].

Пример. Рассмотрим схему рис. 2, соответствующую трехфазному короткому замыканию в конце длинной линии.

Краевые условия схемы без потерь

$$\left| \frac{1}{C_A} \frac{\partial Q_{cs}}{\partial x} = L_1 \frac{\partial^2 Q_{cs}}{\partial t^2} \right|_{x=0}, \quad (43)$$

$$\left| -\frac{1}{C_A} \frac{\partial Q_{cs}}{\partial x} = L_2 \frac{\partial^2 Q_{cs}}{\partial t^2} \right|_{x=l}. \quad (44)$$

Условие (43) дает соотношение между постоянными, входящими в состав выражения (12)*:

$$B_k = -A_k \operatorname{ctg} \theta_{1k}, \quad (45)$$

где

$$\operatorname{ctg} \theta_{1k} = \frac{z_c}{\omega_k L_1}. \quad (46)$$

Подставляя в (12) соотношение (45) и реализуя условие (44), получаем характеристическое уравнение:

$$\omega_k \left[\operatorname{tg} (\omega_k \tau + \theta_{1k}) + \frac{\omega_k L_2}{z_c} \right] = 0, \quad (47)$$

которое решается графически с уточнением корней по способу Ньютона. Выражение для заряда Q (12) переписывается:

$$Q = \sum_{k=1}^{\infty} q_k \cos \left(\frac{\omega_k}{v} x + \theta_{1k} \right) + q_0, \quad (48)$$

где $q_k = -\frac{A_k p_k}{\sin \theta_{1k}}$ — обобщенная координата рассматриваемой системы (рис. 2).

Потенциальная энергия системы V (17) (без учета колебания $k=0$) равна:

$$V = \frac{1}{2C_A} \int_0^l \left(\frac{\partial Q}{\partial x} \right)^2 dx = \sum_{k=1}^{\infty} \frac{z_c \omega_k q_k^2}{8} [2\omega_k \tau - \sin 2(\omega_k \tau + \theta_{1k}) + \sin 2\theta_{1k}], \quad (49)$$

$$a_k = \frac{\partial V}{\partial q_k} : \omega_k^2 q_k = \frac{z_c}{4\omega_k} [2\omega_k \tau - \sin 2(\omega_k \tau + \theta_{1k}) + \sin 2\theta_{1k}]. \quad (50)$$

Обобщенная сила:

$$f_k = \frac{\Delta Q_{k \text{ ucm}}}{\Delta q_k} u_{\text{ucl}} = U_m \cos (\omega_k \tau + \theta_{1k}) \sin (\omega t + \phi). \quad (51)$$

Амплитуда обобщенной координаты:

$$q_{km} = -\frac{U_m \sin \varphi_k \cos (\omega_k \tau + \theta_{1k})}{(\omega_k^2 - \omega^2) a_k}. \quad (52)$$

* Ввиду того, что схема рис. 2 содержит лишь один участок линии, индекс m не применяется.

Функция рассеяния F (25) (без учета колебания $k=0$) равна:

$$\begin{aligned}
 F &= \frac{r_A}{2} \int_0^l \left(\frac{\partial Q}{\partial t} \right)^2 dx + R_1 \left(\frac{\partial Q}{\partial t} \right)^2_{x=0} + R_2 \left(\frac{\partial Q}{\partial t} \right)^2_{x=l} = \\
 &= \frac{z_c}{8L_A} \sum_{k=1}^{\infty} r_A \frac{(q'_k)^2}{\omega_k} [2\omega_k \tau + \sin 2(\omega_k \tau + \theta_{1k}) - \sin 2\theta_{1k}] + \\
 &+ \frac{R_1}{2} \sum_{k=1}^{\infty} (q'_k)^2 \cos^2 \theta_{1k} + \frac{R_2}{2} \sum_{k=1}^{\infty} (q'_k)^2 \cos^2 (\omega_k \tau + \theta_{1k}). \quad (53)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 b_k = \frac{\partial F}{\partial q'_k} : q'_k &= \frac{r_A z_c}{L_A 4 \omega_k} [2\omega_k \tau + \sin 2(\omega_k \tau + \theta_{1k}) - \sin 2\theta_{1k}] + \\
 &+ R_1 \cos^2 \theta_{1k} + R_2 \cos^2 (\omega_k \tau + \theta_{1k}). \quad (54)
 \end{aligned}$$

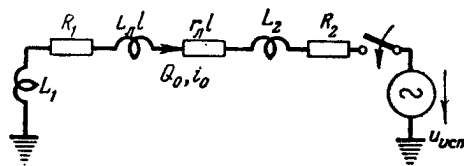


Рис. 3. Расчетная схема линии с нулевыми емкостями.

Вычисления слагаемой, соответствующей $k=0$, выполняются в схеме с нулевыми емкостями (рис. 3) и предельно просты:

$$q_{0m} = \frac{U_m \sin \varphi_0}{\omega^2 a_0}, \quad (55)$$

$$a_0 = L_1 + L_A l + L_2, \quad (56)$$

$$b_0 = R_1 + r_A l + R_2. \quad (57)$$

Ток в любом сечении линии равен:

$$i = \sum_{k=1}^{\infty} q'_k \cos \left(\frac{\omega_k}{v} x + \theta_{1k} \right) + q'_0, \quad (58)$$

где q'_k определяется по формуле (35), а q'_0 — по формуле (36).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Доказательство равенства нулю коэффициентов a_{kn} и c_{kn} , входящих в состав выражений энергии магнитного (16а) и электрического (17а) полей системы без потерь

Вначале рассмотрим энергию магнитного поля T и коэффициенты a_{kn} . Обозначим кратко:

$$Q_{(m)} = \sum_{k=0}^{\infty} q_k X_{k(m)}, \quad Q_{L\xi} = \sum_{k=0}^{\infty} q_k X_{kL\xi}. \quad (59)$$

Подставим (59) в (16). Получаем:

$$T = \sum_{(m)} \left\{ \frac{L_{\lambda(m)}}{2} \sum_k \left[(q'_k)^2 \int_{l(m)} X_{k(m)}^2 dx + \sum_{n \neq k} q'_k q'_n \int_{l(m)} X_{k(m)} X_{n(m)} dx \right] \right\} + \\ + \sum_{\xi} \left\{ \frac{L_{\xi}}{2} \sum_k \left[(q'_{k\xi})^2 X_{kL\xi}^2 + \sum_{n \neq k} q'_{k\xi} q'_{n\xi} X_{kL\xi} X_{nL\xi} \right] \right\}, \quad (60)$$

$$k = 0, 1, 2, 3, \dots;$$

$$n = 0, 1, 2, 3, \dots$$

Интересующий нас коэффициент a_{kn} равен:

$$a_{kn} = \sum_{(m)} \frac{L_{\lambda(m)}}{2} \int_{l(m)} X_{k(m)} X_{n(m)} dx + \sum_{\xi} \frac{L_{\xi}}{2} X_{kL\xi} X_{nL\xi}^*. \quad (61)$$

Рассмотрим отдельно интеграл

$$\int_{l(m)} X_{k(m)} X_{n(m)} dx = \int_{m_1}^{m_2} X_k X_n dx, \quad (62)$$

где m_1 и m_2 — координаты концов линии с индексом (m) .

Применяя правило интегрирования по частям и используя соотношение (8), имеем:

$$\int_{m_1}^{m_2} X_k X_n dx = - \left(\frac{v}{\omega_k} \right)^2 \int_{m_1}^{m_2} X'_k X_n dx = - \left(\frac{v}{\omega_k} \right)^2 \left[X'_k X_n - \int_{m_1}^{m_2} X'_k X'_n dx \right] = \\ = - \left(\frac{v}{\omega_k} \right)^2 \left[X_n X'_k - X_k X'_n + \int_{m_1}^{m_2} X_k X'_n dx \right] = \left(\frac{v}{\omega_k} \right)^2 \left[X_k X'_n - X_n X'_k \right] + \\ + \left(\frac{\omega_n}{\omega_k} \right)^2 \int_{m_1}^{m_2} X_k X_n dx, \quad (63)$$

откуда

$$L_{\lambda(m)} \int_{m_1}^{m_2} X_k X_n dx = \frac{[X_k X'_n - X_n X'_k]_{m_1} - [X_k X'_n - X_n X'_k]_{m_2}}{C_{\lambda(m)} (\omega_n^2 - \omega_k^2)}. \quad (64)$$

* Отметим, что выражение (61) содержит слагаемые, охватывающие сосредоточенные элементы системы. В связи с этим в рассматриваемой методике нет ограничений для краевых условий, которые имеют место в задаче Штурма-Лиувилля [Л. 12].

С учетом (64), перепишем выражение (61):

$$a_{kn} = \sum_n \frac{|X_k X'_n - X_n X'_k|_{m_1} - |X_k X'_n - X_n X'_k|_{m_2}}{2C_{A(m)}(\omega_n^2 - \omega_k^2)} + \sum_{\xi} \left| \frac{L}{2} X_k L X_n L \right|_{\xi}. \quad (65)$$

Для того чтобы показать, что коэффициент $a_{kn} = 0$, распределим члены выражения (65) по узлам рассматриваемой схемы и докажем, что сумма членов, относящаяся к любому узлу этой схемы, равна нулю независимо от других членов выражения (65)*.

Рассмотрим четыре характерных узла (рис. 4, а—г), соответствующие последовательному или параллельному включению индуктивности L или емкости C в стык двух линий, имеющих разные параметры ($L_{A(1)}$, $C_{A(1)}$ и $L_{A(2)}$, $C_{A(2)}$).

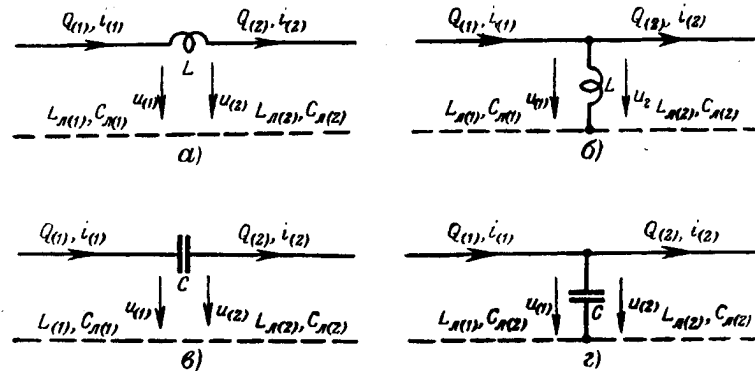


Рис. 4. Схемы простейших узлов длинных линий.

а) Последовательное включение индуктивности L в месте стыка двух линий (рис. 4, а). На рассматриваемый узел из состава выражения (65) приходятся следующие слагаемые коэффициента a_{kn} :

$$\begin{aligned} a_{kn}^{(a)} &= \frac{|X_k X'_n - X_n X'_k|_{(2)}}{2C_{A(2)}(\omega_n^2 - \omega_k^2)} - \frac{|X_k X'_n - X_n X'_k|_{(1)}}{2C_{A(1)}(\omega_n^2 - \omega_k^2)} + \frac{L}{2} X_k L X_n L = \\ &= \frac{1}{2(\omega_n^2 - \omega_k^2)} \left[\left(\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} - \frac{X'_{k(2)}}{C_{A(2)}} \right) X_n - \left(\frac{X'_{n(1)}}{C_{A(1)}} - \frac{X'_{n(2)}}{C_{A(2)}} \right) X_k \right] + \frac{L}{2} X_k X_n. \end{aligned} \quad (66)$$

Соотношения между напряжениями в рассматриваемом узле (рис. 4, а)

$$u_{(1)} - u_{(2)} = L \frac{di_{(1)}}{dt}, \text{ т. е. } -\frac{1}{C_{A(1)}} \frac{\partial Q_{(1)}}{\partial x} + \frac{1}{C_{A(2)}} \frac{\partial Q_{(2)}}{\partial x} = L \frac{\partial^2 Q_{(1)}}{\partial t^2}.$$

Учитывая (1) и (9), получаем для любой частоты:

$$\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} - \frac{X'_{k(2)}}{C_{A(2)}} = \omega_k^2 L X_k. \quad (67)$$

* Отметим, что связь между всеми членами выражения (65) все же имеется. Корни характеристического уравнения ω_k и ω_n едины для всей схемы.

** При последовательном соединении $Q_{(1)} = Q_{(2)} = Q$ или $X_k(1) = X_k(2) = X_k$. Для индекса k соотношения аналогичны.

Подставляя (67) и (66), получаем:

$$a_{kn}^{(a)} = \frac{1}{2(\omega_n^2 - \omega_k^2)} [\omega_k^2 L X_k X_n - \omega_n^2 L X_n X_k] + \frac{L}{2} X_k X_n = 0. \quad (68)$$

б) *Параллельное включение индуктивности L в месте стыка двух линий* (рис. 4,б). На рассматриваемый узел приходятся слагаемые¹:

$$a_{kn}^{(b)} = \frac{1}{2(\omega_n^2 - \omega_k^2)} \left[\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} (X_{n(1)} - X_{n(2)}) - \frac{X'_{n(1)}}{C_{A(1)}} (X_{k(1)} - X_{k(2)}) \right] + \\ + \frac{L}{2} X_{kL} X_{nL}. \quad (69)$$

Ток индуктивности

$$i_L = \frac{dQ_L}{dt} = \sum_k q'_k X_{kL}$$

равен:

$$i_L = \int \frac{u_{(1)}}{L} dt = \int -\frac{1}{LC_{A(1)}} \frac{\partial Q_{(1)}}{\partial x} dt = \sum_k \frac{q'_k X'_{k(1)}}{LC_{A(1)} \omega_k^2}.$$

Поэтому имеет место соотношение:

$$X_{kL} = \frac{X'_{k(1)}}{LC_{A(1)} \omega_k^2}. \quad (70)$$

Соотношение между токами в рассматриваемом узле (рис. 4,б):

$$\frac{di_{(1)}}{dt} - \frac{di_{(2)}}{dt} = \frac{u_{(1)}}{L},$$

т. е.

$$\frac{\partial^2 Q_{(1)}}{\partial t^2} - \frac{\partial^2 Q_{(2)}}{\partial t^2} = -\frac{1}{LC_{A(1)}} \frac{\partial Q_{(1)}}{\partial x},$$

или

$$X_{k(1)} - X_{k(2)} = \frac{X'_{k(1)}}{LC_{A(1)} \omega_k^2}. \quad (71)$$

Подставляя (70) и (71) в (69), получаем:

$$a_{kn}^{(b)} = \frac{1}{2(\omega_n^2 - \omega_k^2)} \left[\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} \cdot \frac{X'_{n(1)}}{LC_{A(1)} \omega_n^2} - \frac{X'_{n(1)}}{C_{A(1)}} \cdot \frac{X'_{k(1)}}{LC_{A(1)} \omega_k^2} \right] + \\ + \frac{X'_{k(1)} X'_{n(1)}}{2LC_{A(1)}^2 \omega_k^2 \omega_n^2} = 0. \quad (72)$$

¹ При наличии ответвления $u_{(1)} = u_{(2)}$ или

$$\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} = \frac{X'_{k(2)}}{C_{A(2)}}.$$

в) *Последовательное включение емкости C в месте стыка двух линий* (рис. 4,в). На рассматриваемый узел (рис. 4,в) приходится:

$$a_{kn}^{(в)} = \frac{1}{2(\omega_n^2 - \omega_k^2)} \left[\left(\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} - \frac{X'_{k(2)}}{C_{A(2)}} \right) X_n - \left(\frac{X'_{n(1)}}{C_{A(1)}} - \frac{X'_{n(2)}}{C_{A(2)}} \right) X_k \right]. \quad (73)$$

Соотношение на емкости:

$$C(u_{(1)} - u_{(2)}) = Q_{(1)},$$

т. е.

$$-\frac{1}{C_{A(1)}} \frac{\partial Q_{(1)}}{\partial x} + \frac{1}{C_{A(2)}} \frac{\partial Q_{(2)}}{\partial x} = \frac{Q_{(1)}}{C},$$

или

$$\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} - \frac{X'_{k(2)}}{C_{A(2)}} = \frac{X_k}{C}. \quad (74)$$

Подставляя соотношение (74) в (73), получаем:

$$a_{kn}^{(в)} = \frac{1}{2(\omega_n^2 - \omega_k^2)} \left[\frac{X_k}{C} X_n - \frac{X_n}{C} X_k \right] = 0. \quad (75)$$

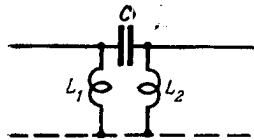


Рис. 5. Сложный узел длинной линии.

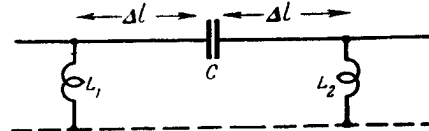


Рис. 6. Расчленение сложного узла длинной линии на простейшие.

г) *Параллельное включение емкости C в месте стыка двух линий* (рис. 4,з). На рассматриваемый узел приходится:

$$a_{kn}^{(г)} = \frac{1}{2(\omega_n^2 - \omega_k^2)} \left[\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} \left(X_{n(1)} - X_{n(2)} \right) - \frac{X'_{n(1)}}{C_{A(1)}} \left(X_{k(1)} - X_{k(2)} \right) \right]. \quad (76)$$

Соотношение между зарядами в рассматриваемом узле (рис. 4,з)

$$Q_{(1)} - Q_{(2)} = -\frac{C}{C_{A(1)}} \frac{\partial Q_{(1)}}{\partial x}, \text{ т. е. } X_{k(1)} - X_{k(2)} = -\frac{C}{C_{A(1)}} X'_k. \quad (77)$$

Подставляя (77) в (76), получаем:

$$a_{kn}^{(г)} = \frac{1}{2(\omega_n^2 - \omega_k^2)} \left[\frac{X'_{k(1)}}{C_{A(1)}} \left(-\frac{C}{C_{A(1)}} X'_n \right) - \frac{X'_{n(1)}}{C_{A(1)}} \left(-\frac{C}{C_{A(1)}} X'_k \right) \right] = 0. \quad (78)$$

Рассмотренный выше материал можно обобщить для узла любой сложности. Например, в сложном узле (рис. 5) мы временно можем предусмотреть дополнительные линии длиной Δl , так чтобы схему рис. 5 разбить на три независимых угла (рис. 6). Известно, что в схеме рис. 6 коэффициент a_{kn} равен нулю. Теперь перейдем к пределу $\Delta l \rightarrow 0$ и получим, что $a_{kn} = 0$ и в узле по рис. 5.

Поэтому в любой системе без потерь коэффициенты a_{kn} , входящие в состав выражения энергии магнитного поля T (16а), всегда равны нулю.

Равенство нулю коэффициентов c_{kn} доказывается аналогично.

ЛИТЕРАТУРА

1. Л. В. Бьюлей, Волновые процессы в линиях передачи и трансформаторах, ОНТИ, 1938.
2. В. А. Веников, П. Г. Грудинский, Л. Ф. Дмоховская, И. И. Соловьев, А. М. Федосеев. Очерки по истории энергетической техники СССР. Электрические системы и электрические сети, ГЭИ, 1955.
3. В. Т. Щежин, Поведение направленной защиты отрицательной последовательности с высокочастотной блокировкой, с индукционными реле, в условиях переходного процесса при коротких замыканиях в линиях 400 кВ, снабженных емкостной компенсацией. Канд. дисс., МЭИ, 1953.
4. Е. Д. Сапир, Высокочастотная защита линий передач с применением фильтров симметричных составляющих, Канд. дисс., МЭИ, 1952.
5. Краткое описание динамической модели электрических систем. Под ред. проф. В. А. Веникова, СНИР МЭИ, 1955.
6. E. Gross and L. Rabins, Transient analysis of three-phase power systems, Journal of the Franklin Institute, 1954, № 3 и 5.
7. R. D. Evans and R. L. Witzke, Practical calculation of electrical transient on power systems, Trans. of the AIEE, т. 62, 1943, стр. 690—695.
8. С. В. Лосев и А. Б. Чернин, Практический метод расчета переходных процессов при коротких замыканиях на линиях с распределенными параметрами, «Электричество», 1957, № 4.
9. О. В. Мамонтов, Расчет переходных процессов в сложных линейных цепях с помощью интеграла Фурье, «Электричество», 1956, № 8.
10. Р. И. Караев, Переходные процессы в трехфазных длинных линиях, «Электричество», 1954, № 10.
11. Э. А. Меерович, Расчет переходных процессов в сложных электрических цепях, Изв. АН СССР, ОТН, 1950, № 10.
12. Р. Курант и Д. Гильберт, Методы математической физики, ГИТТЛ, 1951.
13. Релей (Дж. В. Стрэтт), Теория звука, т. 1, ГИТТЛ, 1955.
14. Е. Т. Уиттекер, Аналитическая динамика, ОНТИ, 1937.
15. К. Теодорчик, Две системы электромеханических аналогий с точки зрения уравнений движения Лагранжа, ЖТФ, т. VIII, вып. 18, 1939.
16. Р. Рюденберг, Переходные процессы в электроэнергетических системах, ИЛ, 1955.
17. А. Н. Крылов, Лекции о приближенных вычислениях, ГИТТЛ, 1950.
18. Р. И. Караев, Переходные процессы при коротких замыканиях в линиях большой протяженности, «Электричество», 1957, № 4.

О РАСЧЕТЕ ЦЕПЕЙ С ВЗАИМНОЙ ИНДУКТИВНОСТЬЮ И С ИНЕРЦИОННЫМИ НЕЛИНЕЙНЫМИ ЭЛЕМЕНТАМИ

Канд. техн. наук, доцент **П. А. Ионкин**

Для расчета и исследования цепей с инерционными нелинейными элементами и с взаимной индуктивностью между линейными участками этих цепей можно воспользоваться эквивалентными схемами для индуктивно связанных ветвей, при этом токи в нелинейных элементах должны быть равны токам в соответствующих ветвях заданной цепи. В результате напряжения на зажимах нелинейных элементов будут, так же как токи, иметь

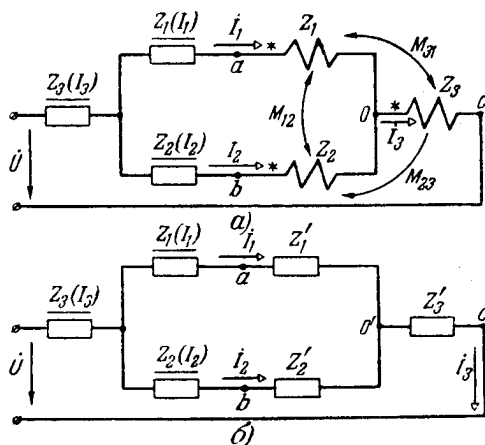


Рис. 1. Электрическая цепь с тремя нелинейными
и тремя линейными индуктивно связанными
элементами и ее эквивалентная схема.

реальные значения. Предлагаемый способ расчета и основывается на замене линейной части той или иной электрической цепи с взаимной индуктивностью эквивалентной схемой с реальными токами в ветвях с нелинейными элементами. Методика определения параметров таких эквивалентных схем для целого ряда различных электромагнитных систем была разработана автором [Л. 1—5].

Рассмотрим применение наиболее характерных эквивалентных схем для расчета электрических цепей с инерционными нелинейными элементами, принимая токи и напряжения во всех ветвях изменяющимися практически по синусоидальному закону [Л. 7—10].

1. *Смешанное соединение нелинейных и индуктивно связанных линейных элементов.* На рис. 1,а изображена электрическая цепь с тремя нелинейными

$$Z_1(I_1) = r_1(I_1) + jx_1(I_1), \quad Z_2(I_2) = r_2(I_2) + jx_2(I_2), \\ Z_3(I_3) = r_3(I_3) + jx_3(I_3)$$

и тремя линейными индуктивно связанными элементами Z_1 , Z_2 и Z_3 . Здесь и в дальнейшем однополярные зажимы отмечены звездочками. Сопротивления ветвей эквивалентной схемы (рис. 1,а) равны [Л. 1]:

$$Z'_1 = Z_1 + j(\omega M_{31} - \omega M_{12} - \omega M_{32}); \quad Z'_2 = Z_2 + \\ + j(\omega M_{32} - \omega M_{21} - \omega M_{31})$$

и

$$Z'_3 = Z_3 + j(\omega M_{23} + \omega M_{12} + \omega M_{31}).$$

Путем сравнения легко убедиться в том, что хотя токи во всех ветвях эквивалентной схемы (рис. 1,б) имеют реальные значения, напряжения на эквивалентных сопротивлениях Z'_1 , Z'_2 и Z'_3 не равны соответствующим напряжениям на зажимах катушек Z_1 , Z_2 и Z_3 с взаимной индуктивностью (рис. 1,а). При этом напряжения на зажимах нелинейных элементов, так же как токи, имеют реальные значения. Таким образом, для расчета схемы рис. 1,а можно воспользоваться эквивалентной схемой (рис. 1,б) в виде смешанного соединения пассивных линейных и нелинейных двухполюсников без взаимной индуктивности. Если в схеме рис. 1,а известно напряжение U , а также заданы параметры линейных элементов и характеристики для нелинейных в виде

$$r_1(I_1), \quad x_1(I_1), \quad r_2(I_2), \quad x_2(I_2), \quad r_3(I_3) \text{ и } x_3(I_3),$$

то для определения токов I_1 , I_2 и I_3 необходимо построить вольтамперные характеристики $U(I_3)$, $U_a(I_3)$ и $U_p(I_3)$ для всей цепи, после чего легко найти [Л. 6] как суммарный ток I_3 , так и токи I_1 и I_2 в отдельных ветвях.

2. *Мостовая схема с тремя нелинейными элементами и тремя индуктивно связанными катушками.* На рис. 2,а изображена мостовая схема с тремя линейными Z_1 , Z_2 и Z_3 индуктивно связанными элементами и тремя нелинейными

$$Z_4(I_4) = r_4(I_4) + jx_4(I_4), \quad Z_5(I_5) = r_5(I_5) + jx_5(I_5)$$

и

$$Z(I) = r(I) + jx(I).$$

Сопротивления ветвей эквивалентной схемы рис. 2,а соответственно равны [Л. 1]:

$$Z_{13} = Z_{31} = -j\omega M_{13}; \quad Z'_1 = Z_1 - j(\omega M_{13} + \omega M_{12}); \quad Z_{12} = j\omega M_{12},$$

$$Z'_2 = Z_2 + j\omega(M_{23} - M_{12}),$$

$$Z'_3 = Z_3 - j(\omega M_{31} - \omega M_{32}) \quad \text{и} \quad Z_{32} = Z_{23} = -j\omega M_{32}.$$

Несмотря на то, что токи во всех ветвях этой схемы (рис. 2,б) равны реальным токам в соответствующих ветвях

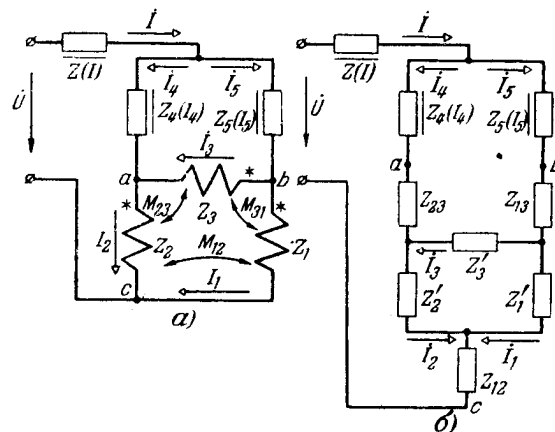


Рис. 2. Электрическая цепь с тремя линейными и тремя нелинейными индуктивно связанными элементами и ее эквивалентная мостовая схема.

заданной цепи, напряжения на сопротивлениях Z'_1, Z'_2 и Z'_3 не равны напряжениям на зажимах катушек Z_1, Z_2 и Z_3 , в чем легко убедиться сравнением указанных напряжений. Вместе с этим напряжения на нелинейных элементах имеют реальные значения.

Для определения токов в ветвях заданной схемы (рис. 2,а) следует треугольник сопротивлений Z'_1, Z'_2 и Z'_3 (рис. 2,б) преобразовать в эквивалентную звезду и в результате получить схему смешанного соединения пассивных нелинейных и линейных двухполюсников. Расчет такой схемы не представляет затруднений.

Аналогичным способом можно произвести расчет электрической цепи и в том случае, когда в каждую ветвь (рис. 2,а) с нелинейным элементом включена, кроме нелинейного элемента, катушка, индуктивно связанная с остальными пятью ветвями.

3. Мостовая схема с тремя нелинейными элементами и с четырьмя индуктивно связанными катушками. На рис. 3,а показана мостовая схема с тремя нелинейными элементами $Z_1(I_1)$, $Z_3(I_3)$, $Z(I)$ и тремя катушками Z_2 , Z_3 и Z_4 , индуктивно связанными между собой. Кроме того, каждая катушка имеет индуктивную связь с катушкой Z'_0 , электрически не соединенной с другими ветвями мостовой схемы и замкнутой на сопротивление нагрузки Z''_0 .

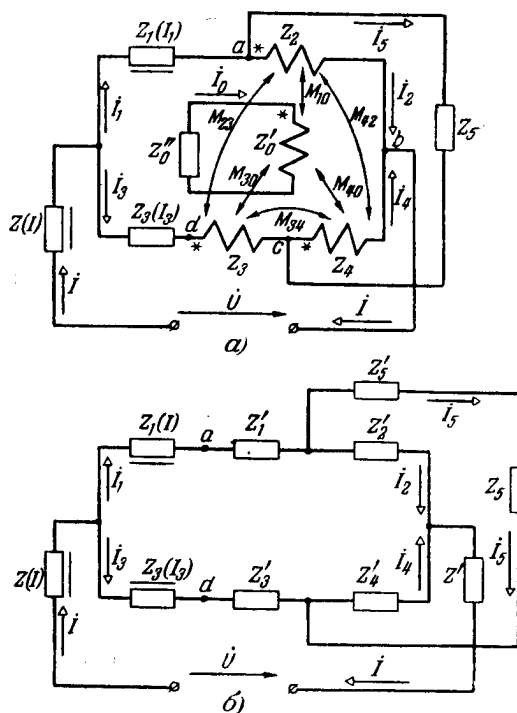


Рис. 3. Электрическая цепь с тремя нелинейными элементами и тремя индуктивно связанными катушками и ее эквивалентная схема.

Для определения параметров эквивалентной схемы рис. 3,б воспользуемся методом, изложенным в [Л. 4], и напишем на основании второго закона Кирхгофа для схемы рис. 3,а следующие уравнения:

$$\begin{aligned} \dot{U} = & Z(I) \cdot \dot{I} + Z_3(I_3) \cdot \dot{I}_3 + (Z_3 + j\omega M_{43}) \dot{I}_3 + (Z_4 + j\omega M_{34}) \dot{I}_4 + \\ & + j(\omega M_{32} + \omega M_{42}) \dot{I}_2 + j(\omega M_{30} + \omega M_{40}) \dot{I}_0; \end{aligned}$$

$$\dot{U} = Z(I) \cdot \dot{I} + Z_1(I_1) \dot{I}_1 + Z_2 \dot{I}_2 + j\omega M_{23} \dot{I}_3 + j\omega M_{24} \dot{I}_4 + j\omega M_{20} \dot{I}_0;$$

$$0 = Z_1(I_1) \cdot \dot{I}_1 + Z_5 \dot{I}_5 - (Z_3 \dot{I}_3 + j\omega M_{32} \dot{I}_2 + j\omega M_{34} \dot{I}_4 + j\omega M_{30} \dot{I}_0) - \\ - Z_3(I_3) \cdot \dot{I}_3;$$

$$0 = Z_0 \dot{I}_0 + j\omega M_{02} \dot{I}_2 + j\omega M_{03} \dot{I}_3 + j\omega M_{04} \dot{I}_4,$$

где

$$Z_0 = Z'_0 + Z''_0.$$

Выразив ток \dot{I}_0 из четвертого уравнения и подставив его значение в первое, второе и третье уравнения, имеем:

$$\dot{U} = Z(I) \cdot \dot{I} + Z_3(I_3) \cdot \dot{I}_3 + \left[Z_3 + j\omega M_{43} + \frac{\omega M_{03}}{Z_0} (\omega M_{30} + \omega M_{40}) \right] \dot{I}_3 + \\ + \left[Z_4 + j\omega M_{34} + \frac{\omega M_{04}}{Z_0} (\omega M_{30} + \omega M_{40}) \right] \dot{I}_4 + \\ + \left[j(\omega M_{32} + \omega M_{42}) + \frac{\omega M_{02}}{Z_0} (\omega M_{30} + \omega M_{40}) \right] \dot{I}_2;$$

$$\dot{U} = Z(I) \cdot \dot{I} + Z_1(I_1) \cdot \dot{I}_1 + \left[Z_2 + \frac{(\omega M_{02})^2}{Z_0} \right] \dot{I}_2 + (j\omega M_{23} + \frac{\omega M_{03} M_{20}}{Z_0}) \dot{I}_3 + \\ + \left(j\omega M_{24} + \frac{\omega M_{04} M_{20}}{Z_0} \right) \dot{I}_4;$$

$$0 = Z_1(I_1) \cdot \dot{I}_1 + Z_5 \dot{I}_5 - Z_3(I_3) \cdot \dot{I}_3 - \left[Z_3 + \frac{(\omega M_{30})^2}{Z_0} \right] \dot{I}_3 - \\ - \left(j\omega M_{34} + \frac{\omega M_{04} \omega M_{30}}{Z_0} \right) \dot{I}_4 - \left(j\omega M_{32} + \frac{\omega M_{02} \omega M_{30}}{Z_0} \right) \dot{I}_2.$$

Пользуясь первым законом Кирхгофа, заменим в первом уравнении ток \dot{I}_2 через $\dot{I} - \dot{I}_4$, после чего получим:

$$\dot{U} = Z(I) \cdot \dot{I} + Z_3(I_3) \cdot \dot{I}_3 + Z'_3 \dot{I}_3 + Z'_4 \dot{I}_4 + Z' \dot{I},$$

где

$$Z'_3 = Z_3 + j\omega M_{43} + \frac{\omega M_{03}}{Z_0} (\omega M_{30} + \omega M_{40}); \quad Z'_4 = Z_4 + \\ + j(\omega M_{34} - \omega M_{32} - \omega M_{42}) + (\omega M_{30} + \omega M_{40}) \frac{(\omega M_{04} - \omega M_{02})}{Z_0}$$

и

$$Z' = j(\omega M_{32} + \omega M_{42}) + \frac{\omega M_{02}}{Z_0} (\omega M_{30} + \omega M_{40}).$$

Аналогичным путем преобразуем уравнения для двух других контуров:

$$\dot{U} = Z(I) \cdot \dot{I} + Z_1(I_1) \cdot \dot{I}_1 + Z'_2 \dot{I}_2 + Z'_1 \dot{I}_1 + Z' \dot{I};$$

$$0 = Z_1(I_1) \cdot \dot{I}_1 + Z_5 \dot{I}_5 - Z_3(I_3) \cdot \dot{I}_3 - Z'_3 \dot{I}_3 + Z'_1 \dot{I}_1 + Z'_5 \dot{I}_5,$$

где

$$Z'_2 = Z_2 - j\omega M_{42} + \frac{\omega M_{12}}{Z_0} (\omega M_{20} - \omega M_{40}); \quad Z'_1 = -j\omega M_{32} - \\ - \frac{\omega M_{02} \cdot \omega M_{30}}{Z_0}; \quad Z'_5 = j(\omega M_{32} - \omega M_{34}) + \frac{\omega M_{30}}{Z_0} (\omega M_{02} - \omega M_{04}).$$

Полученным уравнениям удовлетворяет эквивалентная схема, приведенная на рис. 3,б. Токи во всех ветвях этой схемы и напряжения на зажимах нелинейных элементов имеют такие же значения, как в заданной схеме рис. 3,а. Для определения токов в ветвях этой схемы необходимо треугольник сопротивлений Z_2 , Z'_4 и $(Z_5 + Z'_5)$ преобразовать в эквивалентную звезду. После преобразования получится схема в виде смешанного соединения нелинейных и линейных пассивных двухполюсников, расчет которой уже не представляет затруднений.

Если в каждую ветвь мостовой схемы (рис. 3,а) с указанными нелинейными элементами будет включена катушка, индуктивно связанная с остальными пятью ветвями, и если каждая из этих ветвей будет иметь также индуктивную связь с одним или несколькими контурами, электрически не соединенными с ветвями мостовой схемы, то и в этом случае можно аналогичным путем получить эквивалентную схему, подобную рис. 3,б, и определить токи во всех ветвях.

4. Трехобмоточный воздушный трансформатор с тремя нелинейными элементами. Для трехобмоточного воздушного трансформатора с тремя нелинейными элементами $Z_1(I_1)$, $Z_2(I_2)$ и $Z_3(I_3)$ (рис. 4,а) справедлива эквивалентная схема [Л. 5], показанная на рис. 4,б, где

$$Z'_1 = Z_1 + j(\omega M_{12} + \omega M_{13}); \quad Z'_2 = Z_2 + j(\omega M_{12} + \omega M_{23});$$

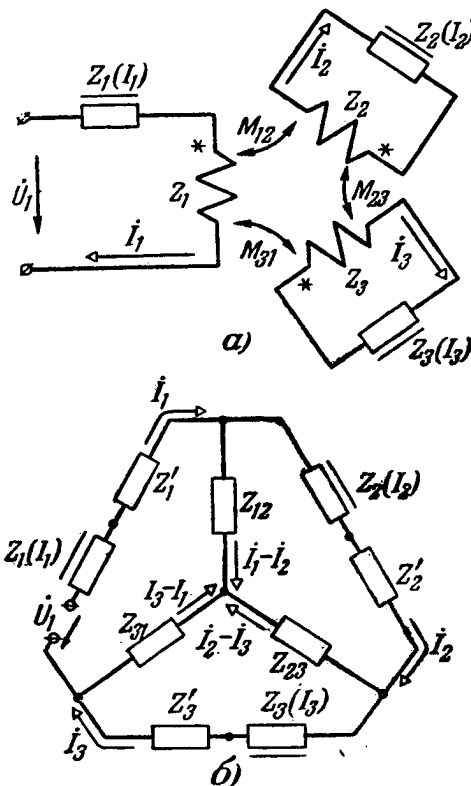


Рис. 4. Трехобмоточный воздушный трансформатор с тремя нелинейными элементами и его эквивалентная схема.

$$Z'_3 = Z_3 + j(\omega M_{21} + \omega M'_{32}); \quad Z_{12} = -j\omega M_{12};$$

$$Z_{23} = -j\omega M_{23} \text{ и } Z_{31} = -j\omega M_{31}.$$

После преобразования звезды сопротивлений Z_{12} , Z_{23} и Z_{31} в эквивалентный треугольник получим схему в виде смешанного соединения пассивных нелинейных и линейных двухполюсников, которую легко рассчитать изложенным выше способом.

ЛИТЕРАТУРА

1. П. А. Ионкин, Взаимное преобразование треугольника и звезды при индуктивной связи, «Электричество», 1940, № 7.
2. П. А. Ионкин, Теорема Тевенена в применении к электрическим цепям с индуктивной связью, ИЭСТ, 1941, № 5.
3. П. А. Ионкин, К вопросу о цепях с магнитной связью, МЭИ, диссертация, 1941.
4. П. А. Ионкин, О схемах замещения электрических цепей с магнитной связью, «Электричество», 1947, № 2.
5. П. А. Ионкин, О схемах замещения пассивных многополюсников, «Электричество», 1950, № 11.
6. П. А. Ионкин, Расчет цепей переменного тока с инерционными нелинейными элементами, «Электричество», 1954, № 9.
7. М. И. Левин, Вопросы общей теории и расчета электрических измерительных цепей, докторская диссертация, МЭИ, 1949.
8. Р. А. Воронов и Г. Ф. Пономарева, Круговые диаграммы при исследовании нелинейных цепей, «Электричество», 1951, № 12.
9. Г. Е. Пухов и С. П. Амосова, К расчету нелинейных цепей переменного и постоянного тока, «Электричество», 1954, № 10.
10. Р. А. Воронов, Расчет цепей с нелинейными элементами методом поправок, «Электричество», 1952, № 14.

МОДЕЛИРОВАНИЕ И РАСЧЕТ ЭЛЕКТРООСМОТИЧЕСКОГО ВОДОПОНИЖЕНИЯ

*Канд. техн. наук Н. М. Бурдак, канд. техн. наук
А. А. Мухин, докт. техн. наук, проф. А. В. Нетушил*

Введение

В опубликованных ранее работах коллектива работников МЭИ [Л. 1—3] изложен метод моделирования электроосмотического водопонижения при пренебрежении влиянием капиллярных сил в зоне водопонижения. Опыты, произведенные авторами в производственных условиях на объектах Волго-Донского канала и Куйбышевской ГЭС, показали качественное соответствие результатов, получаемых в условиях практики и моделирования по методу ЭГДА. Однако при анализе результатов производственных опытов можно было заметить и некоторые несоответствия между опытом и расчетом.

Во-первых, во всех опытах было замечено существенное уплотнение грунта в зоне водопонижения без заметного изменения его влажности. Можно было сделать вывод об изменении состояния грунта без существенного снижения его влажности. Этот вывод находится в полном соответствии с наблюдениями и обобщениями, сделанными Н. М. Герсевановым [Л. 4] при рассмотрении водоотлива с малым дебитом. Н. М. Герсеванов указывал, что в мелкозернистых грунтах количество воды, которое необходимо выкачать из колодцев для приведения некоторого объема воды из нормального состояния в натяженное, ничтожно мало по сравнению с общим объемом воды, приводимым в натяженное состояние. Тем не менее достаточно удалить это относительно малое количество воды для превращения разжиженного грунта в плотную твердую массу.

Таким образом, депрессионную поверхность в мелкозернистых грунтах нельзя рассматривать как некоторое зеркало грунтовых вод, действительно существующее при отсутствии капиллярных сил. При наличии капиллярных сил, удерживающих воду, депрессионную поверхность можно представить как некоторую поверхность нулевого давления в грунте, разделяющую область с положительными и отрицательными давлениями грунто-

вых вод. Медленное движение грунтовых вод происходит как выше, так и ниже этой поверхности.

Во-вторых, во всех опытах было замечено, что увеличение дебита воды при включении тока получается больше, чем это следует из результатов моделирования. Это несоответствие расчета и эксперимента можно объяснить рядом причин: 1) притоком грунтовых вод из области грунта выше депрессионной поверхности; 2) дополнительным увеличением коэффициента фильтрации грунта под влиянием электрического поля и 3) анизотропией свойств грунта.

Авторами предлагается дальнейшее расширение метода моделирования электроосмотического водопонижения с целью определения поверхности нулевого давления.

Для глинистых и суглинистых грунтов обычно высота капиллярного поднятия много больше, чем глубина водопонижения. В этом случае можно сделать следующее допущение. Грунтовые воды на поверхности грунта удерживаются капиллярными силами так прочно, что можно на этой поверхности пренебречь нормальной составляющей скорости воды. При электроосмотическом водопонижении, так же как и при грунтовом водоотливе с малым дебитом, возникают отрицательные давления ($p < 0$), приводящие грунтовые воды в натяженное состояние, благодаря чему грунт воспринимает дополнительную уплотняющую нагрузку и получает видимую связанность. При этом разрыв значения p на поверхности грунта уравнивается силами капиллярного натяжения. Граница области грунта, имеющей отрицательное давление p , является поверхностью $p = 0$, ниже которой $p > 0$, и, следовательно, никакого обжатия грунта не происходит. Поверхность, характеризуемая уравнением $p = 0$, играет роль депрессионной поверхности.

1. Приближенное моделирование электроосмотического водопонижения

На основании изложенного внесены следующие упрощения в методику моделирования, описанную ранее [Л. 1—3].

1. При моделировании гидродинамического поля по методу ЭГДА изолирующей перегородкой является не депрессионная поверхность, а незатопленная поверхность грунта, так как только на ней выполняется условие равенства нулю нормальной составляющей скорости воды

$$v_n = 0. \quad (1)$$

2. Совпадение граничных условий на поверхности грунта для нормальных составляющих плотности электрического тока ($i_n = 0$) и скорости воды ($v_n = 0$) дает возможность непосредственно задавать граничные условия и моделировать поле пьезометрического напора h или приведенного напора $\eta = h + k_2 \varphi$ [Л. 1—3].

3. Поверхность нулевого давления определяется расчетным путем на основании уравнения

$$p = h - z = 0, \quad (2)$$

где p — давление, выражаемое высотой водяного столба;

h — пьезометрический напор;

z — высота рассматриваемой точки поля, отсчитываемые от общего произвольно выбранного уровня.

Рассмотрим моделирование на примере иглофильтрового водопонижения в слое суглинка толщиной H при наличии электроосмотического воздействия (рис. 1). Уровень грунтовых вод сов-

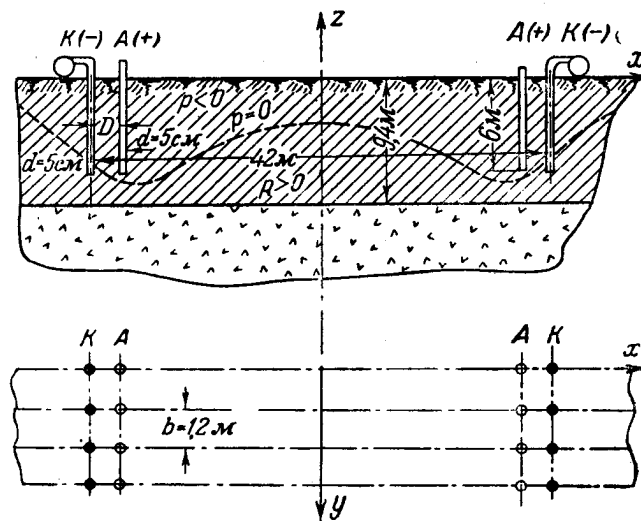


Рис. 1. Схематическое изображение моделируемого участка.

падает с верхней поверхностью суглинка. Ниже суглинка лежат пески, коэффициент фильтрации которых на несколько порядков выше коэффициента фильтрации суглинка.

При моделировании иглофильтрового водопонижения необходимо решать пространственную задачу, в которой пьезометрический напор и потенциал зависят от трех осей координат: x , y , z (рис. 1). Для моделирования этой задачи в электролитической ванне необходимо так выбирать масштаб, чтобы толщина электролита в соответствующем масштабе выражала расстояние между соседними одноименными электродами по оси y . При этом необходимо снимать электрическое поле в различных плоскостях по оси z , что весьма усложняет процесс моделирования.

Значительно проще решать задачу, если заменить ряд установленных иглофильтров или электродов одной сплошной узкой полосой (траншеей для пьезометрического и пластиной для электрического полей), имеющей глубину, равную длине рабочей

части иглофильтра или электрода. П. П. Аргунов [Л. 5] показывает допустимость такой замены для некоторых простейших случаев фильтрационных расчетов.

Разумеется, что при такой замене уменьшается сопротивление (гидродинамическое или электрическое) области, прилегающей к электродам, так как сопротивление растекания сплошной ленты меньше, чем сопротивление растекания системы цилиндрических электродов.

Для выяснения порядка величины этого сопротивления рассмотрим систему бесконечно длинных цилиндрических электро-

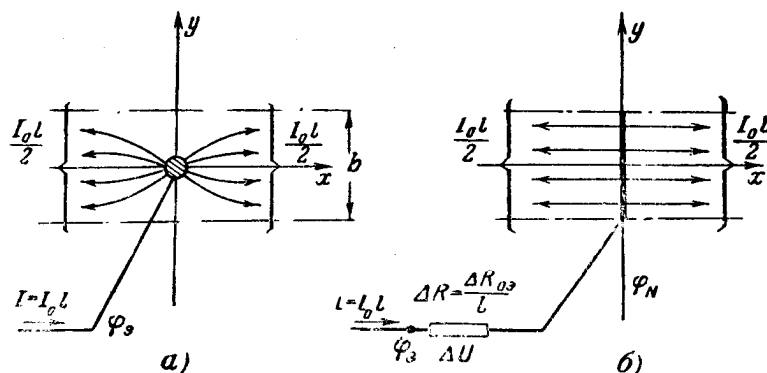


Рис. 2. Схематическое изображение электрического поля.
а — бесконечно длинного цилиндрического электрода; б — бесконечно длинной ленты шириной b .

дов радиусом r , установленных в проводящей среде вдоль оси y (рис. 2,а) с расстоянием между соседними электродами b . Если к единице длины электрода подводится ток I_0 , то, полагая потенциал решетки равным нулю, комплексный потенциал W электрического поля такой цилиндрической решетки для $r \ll b$ можно выразить следующим образом:

$$W_a = \varphi_a + j\psi_a = -\frac{I_0}{2\pi\gamma} \ln \frac{\text{sh}\pi(x+jy)/b}{\pi r/b}. \quad (3)$$

Для сплошной пластины электрода, к единице длины которой на участке шириной b подводится ток I_0 (рис. 2,б), комплексный потенциал выражается так:

$$W_b = \varphi_b + j\psi_b = -\frac{I_0}{2b\gamma} (x+jy), \quad (4)$$

где ψ — функция потока, а γ — удельная проводимость среды.

При достаточно большом значении x

$$\text{sh} \frac{\pi(x+jy)}{b} \approx \frac{e^{\pi(x+jy)/b}}{2}; \quad (5)$$

тогда выражение (3) принимает вид:

$$W_a = -\frac{I_0}{2b\gamma}(x + jy) - \frac{I_0}{2\pi\gamma} \ln \frac{b}{2\pi r}; \quad (6)$$

из сравнения (6) и (4) следует, что комплексный потенциал для обоих полей отличается на величину

$$\Delta W = W_0 - W_a = \frac{I_0}{2\pi\gamma} \ln \frac{b}{2\pi r} = I_0 \Delta R_s, \quad (7)$$

равную падению напряжения, обусловленному неоднородностью поля в некоторой приэлектродной области.

Компенсировать это падение напряжения при замене системы цилиндров сплошной пластиной можно, включив последовательно дополнительное сопротивление, пропорциональное

$$\Delta R = \frac{\Delta R_s}{nl} = \frac{\ln \frac{b}{2\pi r}}{2\pi nl\gamma}, \quad (8)$$

где l — длина электродов, а n — число электродов, приходящихся на долю моделируемого участка поля.

Таким образом, при моделировании электрических и гидродинамических полей электродов, имеющих вид цилиндрической решетки, система электродов может быть приближенно заменена сплошной пластиной и последовательно с ней включенным сопротивлением в масштабе модели, соответствующем ΔR , которые вычисляются по формуле (8). Такая замена дает полную эквивалентность полей на расстоянии от решетки, превышающем $2b$, при отсутствии влияния концов электродов (например, если электроды упираются в непроводящий электрический ток водоупорный пласт). В случае влияния концов электродов введение этого сопротивления только частично возмещает падение напряжения, обусловленное влиянием неравномерности электрического поля вблизи цилиндрических электродов.

Моделирование электрического поля в грунте производится по общеизвестной методике, с помощью которой могут быть определены токи анодов и катодов κ .

Для моделирования пьезометрического напора h в суглинке задаются следующие граничные условия:

1. На границе раздела песка и суглинка пьезометрический напор $h=0$, так как песок хорошо фильтрует воду (в случае наличия луж на поверхности грунта в этих местах также $h=0$).

2. На поверхности фильтра-катада пьезометрический напор соответствует вакууму в коллекторе иглофильтров $h=-H_\kappa$.

3. На незатопленной поверхности грунта нормальная составляющая градиента h равна нулю.

4. На поверхности анода нормальная составляющая скорости воды

$$v_n = -k_\phi \text{grad}_n h + \frac{k_s}{\gamma} \delta_n = 0, \quad (9)$$

следовательно,

$$\text{grad}_n h = c \delta_n, \quad (10)$$

где $c = \frac{k_s}{\gamma}$, а k_s — коэффициент электроосмоса.

При приближенном моделировании можно пренебречь влиянием изменения h вдоль поверхности анода s_a и задавать

$$k_\phi \oint_{s_a} \text{grad} h \, ds = c I_a \quad (11)$$

на этой поверхности, выполняя ее на модели в виде сплошного электрода.

Задавая соответствующие граничные условия в электролитической ванне, легко определить поле h в любой точке грунта, а следовательно, и давление грунтовых вод $p = h - z$.

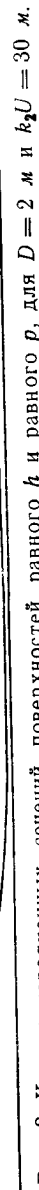
На рис. 3 построены кривые усредненных сечений поверхностей, равного h и равного p , полученные по описанному методу. Очевидно, что выше поверхности $p=0$ происходит уплотнение грунта, а ниже этой поверхности грунт остается в размягченном состоянии.

Описанная методика полностью применима и при моделировании водопонижения в анизотропных грунтах. Вводя соответствующее преобразование координат [Л. 6], можно получить аналогичное решение и для анизотропных грунтов. На рис. 3 пунктиром построена кривая нулевого давления для случая, когда коэффициент фильтрации в направлении осей x и y в 9 раз больше, чем в направлении z . Очевидно, что повышение фильтрационных свойств в горизонтальном направлении приводит к снижению депрессионной поверхности вдоль оси симметрии z и к повышению ее вблизи анодов.

По изложенной выше методике авторами проведено моделирование депрессионных кривых для различных расстояний между рядами электродов.

На рис. 4 приведены результаты моделирования для $D = 0,6$ м. Из сопоставления депрессионных кривых для $D = 2$ и $0,6$ м следует, что в первом случае снижение кривой депрессии в средней части котлована получено больше, а ток меньше, чем во втором случае.

В реальных условиях процесс протекает несколько сложнее. В некоторой области вблизи анода, где в результате моделирования получаются отрицательные давления меньше, чем -10 м, в течение некоторого времени происходит осушение грунта и при этом $Q < c I_a$. Вследствие поступления воды из этой области действительные давления несколько выше значений, полученных на модели для $Q = c I_a$.



2. Приближенный расчет электроосмотического водопонижения

Рассмотрение процесса водопонижения при электроосмотическом воздействии с точки зрения теории водоотлива с малым дебитом [Л. 4] позволяет не только решать задачу на модели, но и производить приближенный расчет как положения депрессионной кривой, так и расходов воды в системе иглофильтров.

а) *Расчет токов в системе электроосмотического водопонижения.* Для приближенного расчета сопротивления между электродами (рис. 1) можно пренебречь влиянием концов электродов и воспользоваться известными формулами для плоскопараллельных полей, широко применяемыми при расчете электропрогрева бетона. Сопротивление между двумя одинаковыми электродами (радиусом r_0 и длиной l) бесконечного ряда (с расстоянием между одноименными электродами b и разноименными D) в грунте (с удельным сопротивлением ρ) равно:

$$R_1 = \frac{\rho}{l} \left(\frac{D}{b} + \frac{1}{\pi} \ln \frac{b}{2\pi r_0} \right) = \rho R_{0s}. \quad (12)$$

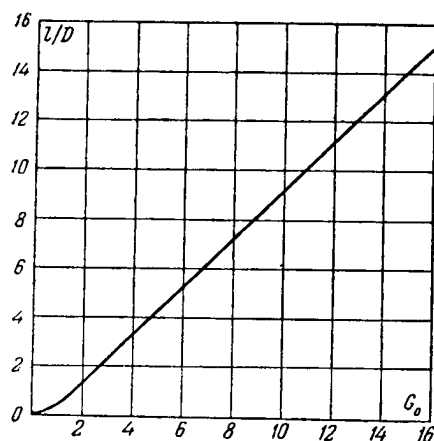


Рис. 5. График зависимости геометрической проводимости плоского конденсатора конечных размеров.

Представим выражение (12) в виде суммы двух составляющих, первая из которых

$$R'_1 = \frac{\rho}{l} \frac{D}{b} = \rho R'_{0s} \quad (13)$$

равна сопротивлению участка грунта шириной b , ограниченного двумя ленточными электродами, погруженными в грунт на глубину l , при расстоянии между ними D , а вторая

$$R''_1 = \frac{\rho}{l} \frac{1}{\pi} \ln \frac{b}{2\pi r_0} = 2\rho \Delta R_{0s} \quad (14)$$

выражает увеличение сопротивления за счет неравномерности электрического поля

вблизи цилиндрических электродов.

Более точно сопротивление R'_1 может быть рассчитано на основании анализа электрического поля плоского конечного конденсатора, произведенного Л. И. Балабуха [Л. 8]. В этом случае сопротивление выражается формулой

$$R'_1 = \frac{\rho}{bG_0}, \quad (13a)$$

где G_0 определяется в зависимости от отношения l/D по графику рис. 5.

Таким образом, для двух рядов разноименных цилиндрических электродов может быть составлена эквивалентная схема в виде двух сплошных проводящих полос и дополнительно к каждой из полос последовательно включенных сопротивлений

$$\Delta R_s = \frac{\rho}{n l} \frac{1}{2\pi} \ln \frac{b}{2\pi r_0}, \quad (15)$$

где n — число одноименных электродов в ряде.

Ток одного электрода

$$I_1 = \frac{U}{R_1}, \quad (16)$$

где U — напряжение между электродами.

б) *Расчет расходов воды в системе водопонижения.* При приближенном расчете поля пьезометрического напора, так же

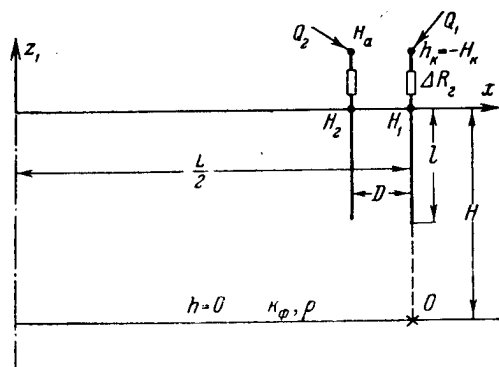


Рис. 6. Схематическое изображение траншей для расчета гидродинамического поля.

как и при расчете электрического поля, ряды электродов можно условно заменить сплошными бесконечно тонкими траншеями и учетом увеличения гидродинамического сопротивления вблизи электродов путем введения дополнительного гидродинамического сопротивления, величина которого в соответствии с (15) равна:

$$\Delta R_z = \frac{1}{k_\phi \rho} \Delta R_s = \frac{1}{2\pi l n k_\phi} \ln \frac{b}{2\pi r_0} = \frac{1}{n k_\phi} \Delta R_0 \quad (17)$$

при рассмотрении полосы шириной b , т. е. $n = 1$.

Таким образом, для расчета гидродинамического поля в рассматриваемом случае может быть принята схема, изображенная на рис. 6. Принимая за нуль пьезометрический напор на поверхности грунта и обозначая пьезометрический напор в иглофильтрах (вакуум)

$$h_k = -H_k, \quad (18)$$

можно подсчитать составляющие расхода воды, обусловленные пьезометрическим напором. Так как полный расход воды в ано-

дах в соответствии с уравнениями (9) и (11) равен нулю, то, обозначая через Q_2 составляющую расхода воды в одном аноде, обусловленную пьезометрическим напором, получаем:

$$Q_2 = -c I_1. \quad (19)$$

Для определения гидродинамической составляющей расхода воды в катоде $-Q_1$ запишем уравнения, аналогичные формулам Максвелла с потенциальными коэффициентами для пьезометрического поля:

$$\left. \begin{aligned} h_1 &= \alpha_{11} Q_1 + \alpha_{12} Q_2; \\ h_2 &= \alpha_{21} Q_1 + \alpha_{22} Q_2. \end{aligned} \right\} \quad (20)$$

Коэффициенты α_{ik} могут быть приближенно определены из рассмотрения гидродинамического поля уединенной щели в грун-

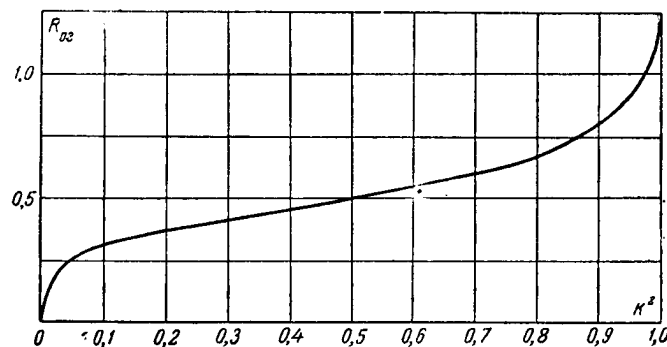


Рис. 7. График зависимости гидродинамического сопротивления R_{02} от k .

те под водоносным напорным горизонтом. Например, полагая $Q_2 = 0$, $h_1 = H_1$, $h_2 = H_2$ и пренебрегая перераспределением поля под влиянием остальных рядов иглофильтров и электродов при отсутствии в них притока или оттока воды, получим с помощью принципа зеркальных изображений поле, аналогичное полю системы знакопеременных ленточных электродов [Л. 9].

Коэффициенты α_{11} и α_{22} оказываются равными гидродинамическому сопротивлению между щелью и водоносным горизонтом, которое в соответствии с расчетами К. К. Табакса [Л. 9] может быть определено как

$$\alpha_{11} = \alpha_{22} = \frac{H_1}{Q_1} = R_c = \frac{1}{k_g b} \frac{K(k)}{2K(k')} = \frac{1}{k_g b} R_{02}, \quad (21)$$

где K — полный эллиптический интеграл первого рода, а k и k' — модуль и дополнительный модуль этого интеграла:

$$k = \cos \frac{\pi l}{2H}. \quad (22)$$

Зависимость $R_{02} = \frac{K(k)}{2K(k')}$ от k^2 представлена на графике рис. 7.

Для определения $\alpha_{12} = \alpha_{21}$ в соответствии с уравнением (19) при $Q_2 = 0$ необходимо найти пьезометрический напор во второй щели под влиянием гидродинамического поля первой щели. Упрощенно будем считать, что пьезометрический напор в этой щели равен его значению на оси x (рис. 6). Такое допущение дает некоторое завышение значения α_{21} , так как в остальных точках щели величина пьезометрического напора меньше, чем на поверхности грунта. Более правильно было бы рассчитывать коэффициент α_{21} по среднему значению напора в щели или на глубине $l/2$, однако расчет при этом значительно усложняется.

Если комплексным числом t выразить текущую координату, точки в плоскости $x - z$ относительно точки O (рис. 6), то рассматриваемое поле выражается следующей функцией комплексного переменного:

$$t = z + jx = \frac{2H}{\pi} \arcsin(k \operatorname{sn} w), \quad (23)$$

где sn — эллиптический синус Якоби при модуле k от комплексного потенциала точки в относительных единицах w , а H — толщина рассматриваемого слоя суглинка.

Рассматривая распределение потенциала вдоль поверхности грунта ($z = H$) и учитывая, что вдоль этой поверхности

$$W = \frac{hK(k)}{H_1} + jK(k'), \quad (24)$$

эллиптический синус имеет период по мнимой оси $2K(k)$, а $\operatorname{sn}(x + jk) = \frac{1}{k \operatorname{sn} x}$, после преобразований получаем:

$$\operatorname{ch} \frac{\pi x}{2H} \operatorname{sn} \frac{hK(k)}{H_1} = 1. \quad (25)$$

На основании полученного выражения по табулированным гиперболическим и эллиптическим функциям ch и sn легко могут быть построены зависимости h/H_1 от x/H для различных значений модуля k . Такие зависимости представлены на рис. 8. Зная $\frac{x}{H} = \frac{D}{H}$ и k для рассматриваемого случая, можно по графику рис. 8 найти $\frac{h}{H_1} = \frac{H_2}{H_1} = \Phi$, а следовательно, по (20)

$$\alpha_{21} = \alpha_{12} = \Phi \alpha_{11}. \quad (26)$$

Для удобства расчета величины α_{11} на рис. 7 построен график $R_{02}(k^2)$, с помощью которого, зная величину k , легко найти $\alpha_{11} = \alpha_{22}$.

Зная коэффициент α_{ik} , h_k и Q_2 , определяемые выражениями (18), (20), (21) и (26), и учитывая, что

$$h_k - h_1 = Q_1 \Delta R_k, \quad (27)$$

можно на основании уравнений (20) и (27) найти Q_1 :

$$Q_1 = \frac{h_k - \alpha_{12} Q_2}{\alpha_{11} + \Delta R_2}. \quad (28)$$

Общий расход воды одного катода

$$Q_k = -Q_1 - Q_2. \quad (29)$$

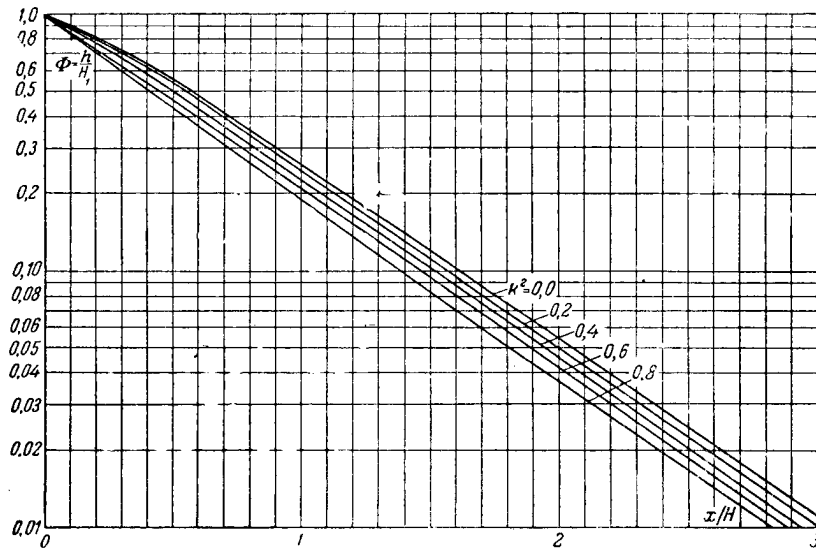


Рис. 8. Зависимость $\Phi \left(\frac{x}{H} \right)$ для различных значений модуля k^2 .

Выражая коэффициенты α_{1k} через соответствующие геометрические безразмерные величины, после преобразований получаем:

$$Q_2 = -k_3 \frac{U}{R_{03}} b, \quad (30)$$

$$Q_1 = \frac{k_3 b \left(h_k + \frac{k_2 U \Phi_{12} R_{02}}{R_{03}} \right)}{R_{02} + \Delta R_{02}} \quad (31)$$

и соответственно расход воды в одном катоде

$$Q_k = k_3 \frac{U b}{R_{03}} \left(1 - \frac{R_{02} \Phi_{12}}{R_{02} + \Delta R_{02}} \right) - \frac{k_3 h_k b}{R_{02} + \Delta R_{02}} \quad (32)$$

в) Расчет понижения депрессионной кривой вдоль оси симметрии установки. Для расчета снижения депрессионной кривой вдоль оси осушаемого участка найдем пьезометрический напор на поверхности и, считая, что $p=0$, определим снижение депрессионной кривой из условия

$$\Delta z = -h. \quad (33)$$

Пьезометрический напор вдоль оси симметрии водопонижения выражается с помощью той же функции Φ (см. рис. 8):

$$h = 2\alpha_{11} \left[\Phi\left(\frac{L}{2H}\right) Q_1 + \Phi\left(\frac{L-2D}{2H}\right) Q_2 \right]. \quad (34)$$

Зная Q_1 и Q_2 и определив по графикам рис. 7 и 8 величины α_{11} , $\Phi\left(\frac{L}{2H}\right)$ и $\Phi\left(\frac{L-2D}{2H}\right)$, можно найти значение Δz .

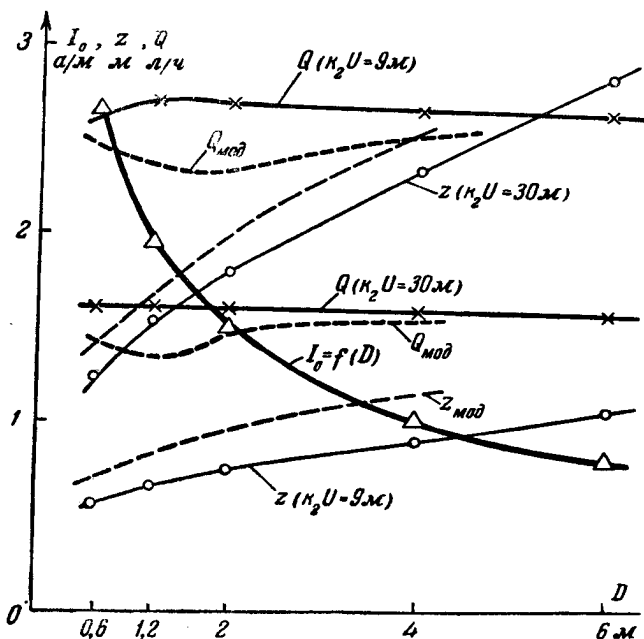


Рис. 9. Зависимости Q , h и I_0 от расстояний между рядами разноименных электродов.

На рис. 9 изображены графики зависимости удельной нагрузки на электрод I_0 , снижения уровня грунтовых вод вдоль оси котлована и расхода воды в одном иглофилт্রে Q , рассчитанных по описанной выше методике для различных значений D . При расчете приняты следующие размеры расположения электродов и параметры грунтов: толщина слоя суглинка $H=9,4$ м, глубина заложения иглофилтров и анодов $l=6$ м, расстояние между

электродами в ряду $b=1,2$ м, расстояние между рядами электродов от 0,6 до 6 м, ширина котлована (расстояние между рядами иглофильтров) $L=42$ м, глубина вакуума $H_k=5$ м, радиус электродов $r_0=2,5$ см. Напряжение $U=60$ в, $k_2U=9$ и 30 м, $k_\phi=3,33 \cdot 10^{-6}$ см/сек и $k_\phi=10^{-6}$ см/сек, $\gamma=5 \cdot 10^{-4}$ 1/ом·см.

Сопоставление результатов расчета с данными моделирования показывают хорошее совпадение. Если при моделировании (см. рис. 3) для $D=2$ м и $k_2U=30$ м получено $z=2$ м, то расчет для этих же параметров дает $z=1,8$ м. Для того же значения k_2U и $D=0,6$ м моделирование (см. рис. 4) дает $z=1,4$ м, а расчет 1,24 м. Таким образом, расхождение не превышает 20 см, что для ориентировочного расчета вполне допустимо. Из приведенного расчета также следует, что допустимая нагрузка на электрод при радиусе анода $r_0=2,5$ см и $\gamma=5 \cdot 10^{-4}$ 1/ом·см по формуле, предложенной А. А. Мухиным [Л. 10]:

$$I_0 = 1,6 (a/m) \frac{1}{\lg \frac{10}{2,5}} \sqrt{5 \cdot 10^{-4} \cdot 10^3} = 1,9 a/m;$$

таким образом, при напряжении $U=60$ в для данных параметров грунта и электродов недопустимо устанавливать электроды на расстоянии между разноименными электродами, меньшем чем 1,4 м, так как при этом нагрузка на электроды превышает максимально допустимую.

3. Учет влияния зависимости k_ϕ от E на процесс водопонижения

В ряде исследований замечено, что коэффициент фильтрации зависит от напряженности E . Этот эффект, названный эффектом Федорова, наблюдается далеко не всегда, тем не менее представляет некоторый интерес рассмотреть учет этого эффекта при расчете водопонижения.

Зависимость коэффициента фильтрации от напряженности электрического поля может быть приближенно выражена ломаной линией (рис. 10).

Обычно напряженность поля E_2 , соответствующая верхнему излому кривой, значительно больше, чем напряженность поля на электроде, и практически приходится иметь дело с участком характеристики ниже этого излома. Если напряженность поля на электроде меньше E_1 , то так как в остальной части поля напряженность поля еще меньше, то k_ϕ во всей области грунта постоянен и его можно считать равным $k_{\phi 1}$ и принимать методику моделирования, описанную ранее.

Влияние зависимости k_ϕ от E может быть существенным в том случае, когда напряженность поля на электроде $E_0 > E_1$.

Рассмотрим случай, когда $E_1 < E_0 < E_2$. Пусть линия равной напряженности поля (экваденса), соответствующая $E = E_1$,

имеет вид окружности радиуса r_1 с центром, совпадающим с осью катода (рис. 11).

В практических условиях вблизи цилиндрических катодов напряженность поля быстро убывает и линия равной напряженности весьма близка к окружности. В таком случае изменение гидродинамического сопротивления в прикатодной области может быть подсчитано как разность гидродинамических сопротивлений двух коаксиальных цилиндров с внешним радиусом r_1 и внутренним r_0 . Разберем два случая:

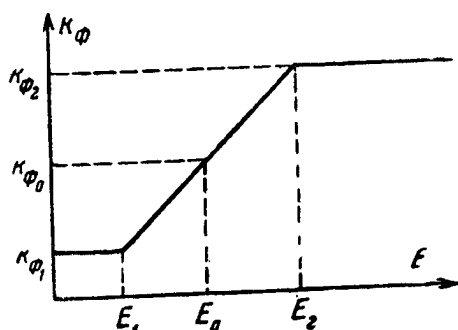


Рис. 10. Упрощенная зависимость коэффициента фильтрации k_ϕ от напряженности электрического поля E .

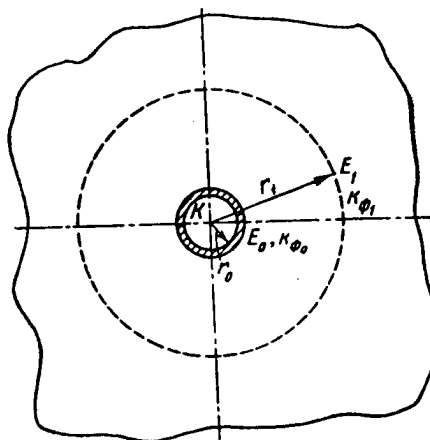


Рис. 11. Схематическое изображение прикатодной зоны с повышенными фильтрационными свойствами.

$$\left. \begin{aligned} \text{а) } k_\phi &= k_{\phi 1} = \text{const}; \\ \text{б) } k_\phi &= k_{\phi 1} + \frac{k_{\phi 2} - k_{\phi 1}}{E_2 - E_1} (E - E_1) = \\ &= k_{\phi 1} + \frac{k_{\phi 0} - k_{\phi 1}}{E_0 - E_1} (E - E_1), \end{aligned} \right\} \quad (35)$$

где $k_{\phi 0}$ и E_0 — коэффициент фильтрации и напряженность поля на поверхности электрода.

Рассчитаем оба эти гидродинамические сопротивления.

В случае а) гидродинамическое сопротивление между двумя коаксиальными цилиндрами подсчитывается по общеизвестной формуле

$$R_{c1} = \frac{1}{2\pi k_{\phi 1}} \ln \frac{r_1}{r_0}. \quad (36)$$

В случае б) для подсчета сопротивления необходимо учесть зависимость коэффициента фильтрации k_ϕ от радиуса. Так как при радиальном растекании тока напряженность поля обратно пропорциональна радиусу

$$E_0 r_0 = E_1 r_1 = Er, \quad (37)$$

то

$$\frac{E - E_1}{E_0 - E_1} = \frac{\frac{1}{r} - \frac{1}{r_1}}{\frac{1}{r_0} - \frac{1}{r_1}} = \frac{r_1 r_0}{r_1 - r_0} \cdot \frac{1}{r} - \frac{r_0}{r_1 - r_0} \quad (38)$$

и, следовательно,

$$\begin{aligned} k_\phi &= k_{\phi 1} + (k_{\phi 0} - k_{\phi 1}) \left(\frac{r_1 r_0}{r_1 - r_0} \cdot \frac{1}{r} - \frac{r_0}{r_1 - r_0} \right) = \\ &= \frac{k_{\phi 1} r_1 - k_{\phi 0} r_0}{r_1 - r_0} + \frac{(k_{\phi 0} - k_{\phi 1}) r_0 r_1}{(r_1 - r_0) r} = \frac{a_1 r + a_2 r_1}{r} \end{aligned} \quad (39)$$

$$\text{где } a_1 = \frac{k_{\phi 1} r_1 - k_{\phi 0} r_0}{r_1 - r_0}, \quad \text{а } a_2 = \frac{(k_{\phi 0} - k_{\phi 1}) r_0}{r_1 - r_0}.$$

Гидродинамическое сопротивление между двумя цилиндрическими трубками

$$R_{z2} = \int_{r_0}^{r_1} \frac{dr}{2\pi l k_\phi} = \int_{r_0}^{r_1} \frac{dr}{2\pi l (a_1 r + a_2 r_1)} = \frac{1}{2\pi a_1 l} \ln \frac{(a_1 + a_2) r_1}{a_1 r_0 + a_2 r_1}. \quad (40)$$

Подставляя выражения a_1 и a_2 , получаем:

$$R_{z2} = \frac{1}{2\pi l k_{\phi 1}} \cdot \frac{1 - \frac{r_0}{r_1}}{1 - \frac{r_0 k_{\phi 0}}{r_1 k_{\phi 1}}} \ln \frac{k_{\phi 1} r_1}{k_{\phi 0} r_0}. \quad (41)$$

Таким образом, уменьшение гидродинамического сопротивления прианодной зоны за счет зависимости коэффициента фильтрации от напряженности электрического поля ΔR_E может быть подсчитано по следующей формуле:

$$\Delta R_{zE} = R_{z1} - R_{z2} = \frac{1}{2\pi l k_{\phi 1}} \left[\ln \frac{r_1}{r_0} - \frac{1 - \frac{r_0}{r_1}}{1 - \frac{r_0 k_{\phi 0}}{r_1 k_{\phi 1}}} \ln \frac{r_1 k_{\phi 1}}{r_0 k_{\phi 0}} \right]. \quad (42)$$

Дополнительное геометрическое сопротивление ΔR_0 , обусловленное переходом от цилиндрических электродов к плоским [см. выражение (15)], при моделировании гидродинамического поля в рассматриваемом случае должно быть уменьшено на величину

$$\Delta R_{0zE} = \Delta R_{zE} k_{\phi 1} b. \quad (43)$$

Если напряженность электрического поля на поверхности электрода превышает величину E_2 , то сопротивление приэлек-

тродной зоны следует разбить на две части: первая часть $r_0 < r < r_2$, где $k_\phi = k_{g2}$, а вторая часть $r_2 < r < r_1$, где k_ϕ изменяется по линейному закону. В таком случае гидродинамическое сопротивление между электродом и цилиндрической поверхностью радиуса может быть подсчитано в соответствии с (41) по следующей формуле:

$$R_{z3} = \frac{1}{2\pi l k_{g1}} \cdot \frac{1 - \frac{r_2}{r_1}}{1 - \frac{r_2}{r_1} \cdot \frac{k_{g2}}{k_{g1}}} \ln \frac{k_{g1} r_1}{k_{g2} r_2} + \frac{1}{2\pi l k_{g2}} \ln \frac{r_2}{r_0}. \quad (44)$$

Во всех расчетах удобно пользоваться понятием эквивалентного радиуса электрода, который получается, если приравнять сопротивление R_{z2} или R_{z3} сопротивлению цилиндрической трубки с некоторым фиктивным эквивалентным радиусом $r_{\text{экв}}$, но в среде со значением k_ϕ таким же, как и для всего грунта, т. е. $k_\phi = k_{g1}$:

$$R_{z3} = \frac{1}{2\pi l k_{g1}} \ln \frac{r_1}{r_{\text{экв}}}.$$

В таком случае, приравнявая соответствующие значения R_z , получим следующую формулу для эквивалентного радиуса:

$$r_{\text{экв}} = r_1 \left(\frac{r_2}{r_1} \cdot \frac{k_{g2}}{k_{g1}} \right)^\alpha \left(\frac{r_0}{r_2} \right)^\beta, \quad (45)$$

где $\alpha = \frac{1 - \frac{r_2}{r_1}}{1 - \frac{r_2}{r_1} \cdot \frac{k_{g2}}{k_{g1}}}$, $\beta = \frac{k_{g1}}{k_{g2}}$.

Значения радиусов r_1 и r_2 могут быть легко подсчитаны из условия

$$E_0 r_0 = E_1 r_1 = E_2 r_2 = \frac{I_0 \rho}{2\pi},$$

где I_0 — ток на единицу длины электрода.

Таким образом,

$$r_1 = \frac{I_0 \rho}{2\pi E_1}, \text{ а } r_2 = \frac{I_0 \rho}{2\pi E_2}. \quad (46)$$

Разумеется, что в случае, когда расчет дает $r_2 < r_0$, следует принимать $r_2 = r_0$; то же самое относится к r_1 .

С помощью значений эквивалентных радиусов решение задачи может быть сведено к уже рассмотренным случаям, в которых в формуле (17) вместо r_0 следует подставить значение $r_{\text{экв}}$.

В качестве примера расчета Q и h с учетом изменения коэффициента фильтрации k_{ϕ} от напряженности электрического поля рассмотрим случай, когда зависимость $k_{\phi}(E)$ представлена кривой рис. 12. При заданном значении E_0 на электроде радиуса $r_0 = 2,5$ см, соответствующем удельной нагрузке $I_0 = 2,67$ а/м (при расстоянии между рядами электродов $D = 0,6$ м), по (46) найдем r_1 и r_2 (расстояния от оси электродов), отвечающих напряженностям электрического поля соответственно $E_1 = 1$ в/см и $E_2 = 3$ в/см:

$$r_1 = 8,5 \text{ см};$$

$$r_2 = 2,84 \text{ см}.$$

Эквивалентный радиус электрода, соответствующий постоянному значению коэффициента фильтрации $k_{\phi 1}$, определится из (45):

$$\alpha = 6,66;$$

$$\beta = 0,367;$$

$$r_{\text{экв}} = 4,0 \text{ см}.$$

Увеличение эквивалентного радиуса электрода скажется только на уменьшении дополнительного гидродинамического сопротивления. В (17) вместо r_0 подставим $r_{\text{экв}}$. Тогда

$$\Delta R_{0,z}(E) = 0,050.$$

Значения $R_{0,z}$, $R_{0,\phi}$, $\Phi\left(\frac{\dot{x}}{H}\right)$ определяются из рис. 5, 7 и 8.

Расход воды в одном катоде и поверхность нулевого давления ($p = 0$) в середине котлована определяются по (32) и (34):

$$Q_k = 2,61 \text{ л/ч},$$

$$h = \Delta z = 0,542 \text{ м}.$$

Как видно из приведенного примера для изотропного грунта, зависимость коэффициента фильтрации от напряженности электрического поля в указанных пределах практически не оказывает влияния на изменение как расхода воды в иглофильтрах, так и поверхности нулевого давления ($p = 0$).

Однако большое влияние может оказать зависимость k_{ϕ} от E в случае водопонижения в анизотропных грунтах. Обычно слоистая структура грунта, имеющего значительно больший коэффициент фильтрации в горизонтальном направлении, при забивке иглофильтров нарушается. Вблизи поверхности иглофильтров создается слой нарушенной структуры (рис. 13), коэффициент фильтрации которого много меньше, чем остального грунта в горизонтальном направлении.

Рассмотрим два примера расчета Q и h в анизотропной среде: а) без электрического воздействия и б) при наличии электроосмоса.

а) Для грунта слоистой неоднородной структуры (рис. 13) коэффициент фильтрации по оси z примем равным $k_{\phi} = 10^{-6}$ см/сек, а по оси x $k_{\phi x} = 100k_{\phi}$.

Усредненный коэффициент фильтрации [Л. 6] будет:

$$k_{\phi.c.p} = \sqrt{k_{\phi z} k_{\phi x}} = 10k_{\phi z} = 10^{-5} \text{ см/сек}.$$

Так как пределы изменения коэффициента электроосмоса k_{ϕ} и удельной электропроводности γ для различных грунтов бывают значительно меньше (в пределах одного порядка), чем пределы изменения k_{ϕ} (несколько порядков), то их значения примем равными по всем осям координат ($k_{\phi} = k_{\phi x} = k_{\phi y} = k_{\phi z} = 5 \cdot 10^{-5}$ см²/в·сек; $\gamma = \gamma_x = \gamma_y = \gamma_z = 5 \cdot 10^{-4}$ 1/ом·см).

Для моделирования и расчета необходимо линейные размеры по оси x сжать пропорционально $\sqrt{\frac{k_{az}}{k_{qx}}}$ [Л. 6]. Тогда для котлована рис. 1 и расстояния между рядами разноименных электродов $D = 2,0$ м получим:

$$L' = 4,2 \text{ м};$$

$$D' = 0,2 \text{ м}.$$

Толщина суглинистого слоя останется прежней, т. е. $H = 9,4$ м. Электроды возьмем того же радиуса, что и в рассмотренных ранее случаях, т. е. $r_0 = 2,5$ см.

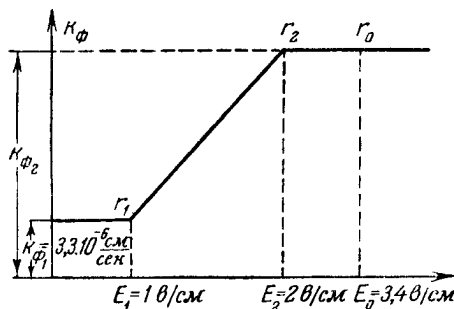


Рис. 12. Упрощенная зависимость k_ϕ от E для расчета Q и h .

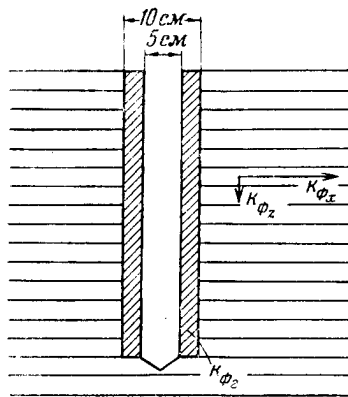


Рис. 13. Схематическое изображение слоя нарушенного грунта вблизи поверхности иглофильтра.

Вокруг иглофильтров из-за нарушения структуры грунта при их посадке образуется цилиндрический слой мелкозернистого грунта (рис. 13), коэффициент фильтрации которого $k_{\phi, zA}$ равен коэффициенту фильтрации грунта по оси z :

$$k_{\phi, zA} = k_{\phi, z} = 10^{-6} \text{ см/сек}.$$

Толщину этого слоя возьмем равной радиусу электрода, т. е. 2,5 см.

Для учета этого слоя с меньшим k_ϕ соответственно уменьшается эквивалентный радиус иглофильтра $r_{\text{эКВ}}$, который определяется по (45):

$$r_{\text{эКВ}} = 5 \cdot 10^{-30} \text{ см}.$$

Для $k^2 = 0,29$ и по графикам рис. 7 и 8 найдем значения R_{0z} и $\Phi\left(\frac{x}{H}\right)$:

$$R_{0z} = 0,41; \quad \Phi\left(\frac{L'}{2H}\right) = \Phi\left(\frac{4,2}{18,8}\right) = 0,76.$$

Дополнительное геометрическое безразмерное сопротивление водостоку определим по (17):

$$\Delta R_{0z}^i = 2,23.$$

При отсутствии дополнительного гидродинамического сопротивления вокруг иглофильтра $\Delta R_{0z} = 0,065$.

Таким образом, расход воды через иглофильтр и понижение поверхности нулевого давления ($p=0$) в середине котлована без применения электроосмоса составляет:

$$\left. \begin{aligned} Q_{6/30} &= \frac{k_{ф.ср} H_{\kappa} b}{R_{0z} + \Delta R_{0z}} = 0,82 \text{ л/ч;} \\ h_{6/30} = -\Delta z &= \frac{2H_{\kappa} \Phi\left(\frac{L'}{2H}\right)}{1 + \frac{\Delta R_{0z}}{R_{0z}}} = 1,18 \text{ м.} \end{aligned} \right\} \quad (47)$$

б) Если принять, что при наличии электроосмоса коэффициент фильтрации $k_{ф.з.л}$ прикатодного слоя увеличивается в 30 раз, то

$$r_{экс} = r_0 = 2,5 \text{ см}, \quad R_{0z} = 0,475.$$

Принимая $k_z = 5 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2/\text{в} \cdot \text{сек}$, $U = 60 \text{ в}$; $\gamma = 5 \cdot 10^{-4} \text{ 1/см} \cdot \text{сек}$, найдем по формулам (32) и (34):

$$Q_{\kappa}(H, E) = 5,12 \text{ л/ч};$$

$$h(H, E) = -\Delta z = 7,475 \text{ м.}$$

Разность расхода от совместного воздействия градиентов h и $\varphi [Q(H, E)]$ и расходом только от градиента $h [Q(H, 0)]$ составляет величину

$$\Delta Q = Q(H, E) - Q(H, 0) = 5,12 - 0,82 = 4,3 \text{ л/ч.}$$

Из рассмотренного примера видно, что в анизотропных грунтах принятая в расчете зависимость коэффициента фильтрации от напряженности электрического поля может привести к существенному увеличению расхода воды через иглофильтр и дополнительному понижению уровня поверхности нулевого давления в центре котлована. В этом случае при наложении электрического поля увеличение расхода и понижение уровня поверхности нулевого давления происходят в основном за счет увеличения фильтрации в прикатодном слое.

Выводы

1. Сопоставление расчета по предлагаемой методике с данными моделирования показывает хорошее совпадение результатов.
2. Разработанный метод дает возможность рассчитать электроосмотическое водопонижение, не прибегая к моделированию.

ЛИТЕРАТУРА

1. К. М. Поливанов, А. В. Нетушил, Н. М. Бурдак, Л. В. Кузьменко, Применение электроосмотического воздействия в гидротехнических сооружениях, «Электричество», 1951, № 8.
2. А. В. Нетушил, К. М. Поливанов, К расчету процессов фильтрации при наличии электроосмотического воздействия, ЖТФ, т. XXII, 1952, вып. 1.

3. Н. М. Бурдак, Расчет водопонижения при электроосмотическом воздействии, Труды МЭИ, вып. XIV, Госэнергоиздат, 1953.
4. М. И. Герсевич и Д. Е. Польшин, Теоретические основы механики грунтов и их практическое применение, Госэнергоиздат, Москва, 1948.
5. П. П. Аргунов, Расчет многорядных линейных иглофильтровых установок. Строительное водопонижение, гидромеханика и физика грунтовых вод. Сборник № 20 НИИ оснований и фундаментов. Гос. изд. литературы по строительству и архитектуре, 1952.
6. А. В. Нетушил, Расчет и моделирование электрофильтрации в анизотропных средах, Труды МЭИ, вып. XIV, Госэнергоиздат, 1953.
7. Б. А. Ржаницын, Электроосушение глинистых грунтов. Искусственное закрепление грунтов. Сборник № 23 НИИ оснований и фундаментов. Гос. изд. литературы по строительству и архитектуре, 1954.
- 7а. Е. Ф. Федоров, Опыт практического применения способа электроосушения глинистых грунтов. Искусственное закрепление грунтов. Сборник № 23 НИИ оснований и фундаментов, Гос. изд. литературы по строительству и архитектуре, 1954.
8. Л. И. Балабуха, Математический расчет некоторых полей электростатики, «Теоретическая и экспериментальная электротехника», 1932, № 1—2.
9. К. К. Табакс, Расчет электрических полей для некоторых задач высокочастотного нагрева, Труды МЭИ, вып. XIV, Госэнергоиздат, 1953.
10. А. А. Мухин, Определение максимально допустимых нагрузок на электроды при электроосмотическом водопонижении, Труды МЭИ, вып. XVIII, Госэнергоиздат, 1956.

УРАВНЕНИЯ ПЕРЕХОДНЫХ ПРОЦЕССОВ В СТАТИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТАХ СЕТИ, ОТНЕСЕННЫЕ К ВРАЩАЮЩЕЙСЯ СИСТЕМЕ КООРДИНАТ

Канд. техн. наук, доцент С. В. Страхов

1. Введение

Для того чтобы иметь возможность исследовать переходные электромеханические процессы в электрических цепях, содержащих различные элементы (генераторы, двигатели, линии, нагрузки, емкости и т. д.), нужно знать уравнения этих процессов не только в синхронных и асинхронных машинах, но также и в статических элементах сети (линии, нагрузки, емкости), относя их к системе координат, вращающейся, вообще говоря, с произвольной угловой скоростью ω_k .

Для синхронных (при надлежащем выборе ω_k [Л. 1. 2]) и для асинхронных (при любом выборе ω_k [Л. 3]) машин, это преобразование необходимо для исключения периодических коэффициентов из их исходных уравнений, т. е. уравнений, записанных в фазных координатах.

Для статических элементов сети это преобразование необходимо потому, что уравнения для всей системы в целом при надлежащем выборе ω_k будут проще, если уравнения всех ее элементов относить к вращающимся осям [Л. 4]. И наоборот, уравнения всей системы в целом будут сложнее, если уравнения статических элементов оставлять записанными в фазных координатах и в точках их примыкания к остальной цепи записывать уравнения связи между вращающимися и фазными координатами [Л. 4].

При выводе уравнений переходных процессов в статических элементах цепи мы будем пользоваться обобщенными преобразованиями Парка или, иначе говоря, системой координат $d_k, q_k, 0$.

2. Линия передачи

В целях получения наиболее общих результатов, дадим вывод уравнений переходных процессов для линии передачи, не примыкающей своими концами к шинам генератора, к осям, жестко

связанным с ротором которого, мы будем относить ее уравнения. Иначе говоря, это означает, что уравнения линии мы будем относить к системе координат, вращающейся с произвольной угловой скоростью ω_k .

Запишем исходные уравнения закона Ома и потокосцеплений в фазных координатах для линии \mathcal{L} (рис. 1):

$$[u_2] = [u_1] - r_A [i_A] - \frac{d[\Psi_A]}{dt}; [\Psi_A] = [L_A][i_A]. \quad (1)$$

Значения матриц $[u_1]$, $[i_A]$, $[L_A]$ и др. даны в приложении 1 (П-1).

Каждая фаза линии имеет сопротивление r_A и индуктивность L_A . Взаимная индуктивность между фазами линии равна M_A . Обозначения всех токов и напряжений даны на схеме рис. 1.

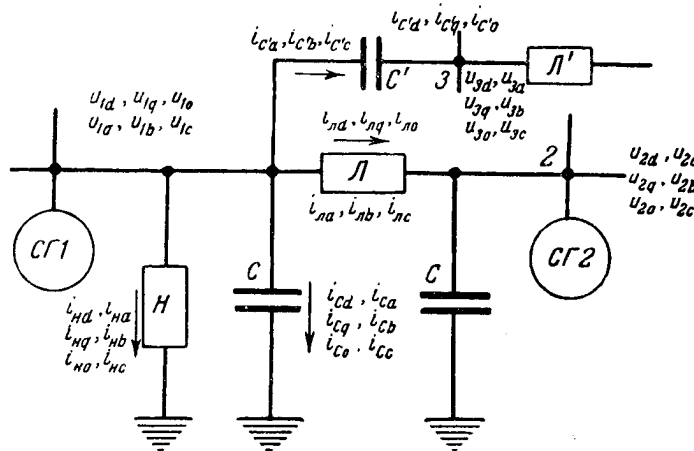


Рис. 1. Расчетная схема с обозначением всех токов и напряжений.

Для отнесения уравнений линии к координатным осям, вращающимся с произвольной угловой скоростью ω_k , вводим матрицу преобразований, представляющую собой обобщенное преобразование Парка:

$$[A_k] = \frac{2}{3} \begin{bmatrix} \cos \theta_k & \cos (\theta_k - 120^\circ) & \cos (\theta_k + 120^\circ) \\ -\sin \theta_k & -\sin (\theta_k - 120^\circ) & -\sin (\theta_k + 120^\circ) \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{bmatrix}. \quad (2)$$

Здесь θ_k — угол между магнитной осью фазы a статора какого-либо синхронного генератора и осью d_k , вращающейся с произвольной угловой скоростью системы координат $d_k, q_k, 0$ (рис. 2).

Все величины после преобразования будем обозначать штрихом. Напряжение в точке 1 $[u'_1]$ отнесем к осям, жестко связан-

ным с ротором $СГ1$ и вращающимся с угловой скоростью ω_1 . Напряжение в точке 2 $[u'_2]$ отнесем к осям, жестко связанным с ротором $СГ2$ и вращающимся с угловой скоростью ω_2 .

На основании сказанного можем записать:

$$[u'_1] = [A_1][u_1]; \quad [u'_2] = [A_2][u_2] \text{ и т. д.} \quad (3)$$

Матрицы $[A_1]$ и $[A_2]$ получаются из (2) при $k=1, 2$. Углы θ_1 и θ_2 даны на рис. 2.

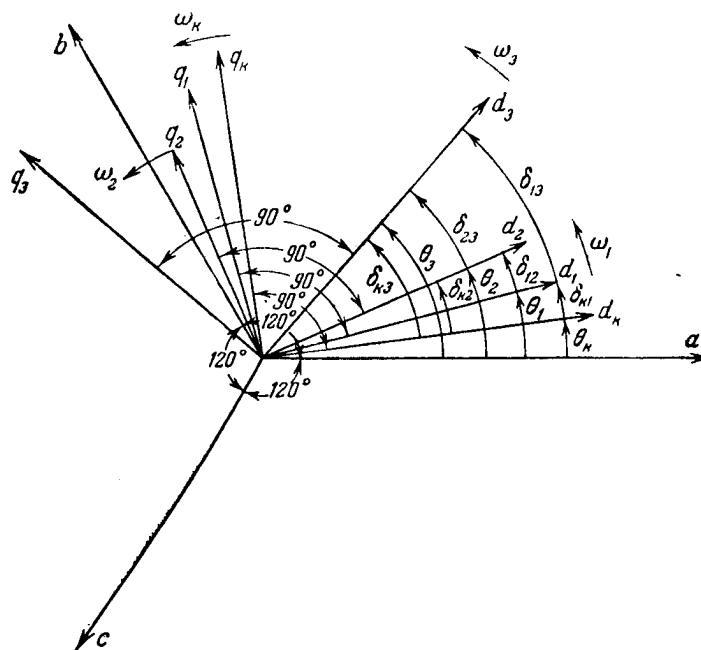


Рис. 2. Взаимное расположение координатных осей и магнитных осей обмоток синхронных машин.

Матрицы $[u'_1]$ и $[u'_2]$ и в развернутом виде равенство (3), например, для $[u'_1]$, даны в приложении 1 (П-2) и (П-3).

Так как уравнения линии \mathcal{L} мы относим к осям, вращающимся с произвольной угловой скоростью ω_k , то будем иметь:

$$[i'_a] = [A_k][i_a], \quad [\Psi'_a] = [A_k][\Psi_a]. \quad (4)$$

Матрицы $[i'_a]$ и $[\Psi'_a]$ и в развернутом виде равенство (4), например для $[i'_a]$, даны в приложении 1 (П-4) и (П-5).

Преобразуем уравнения (1). Для этого умножим слева обе части (1) для напряжений на $[A_k]$. С учетом (4) получим:

$$\begin{aligned}
[A_k][u_2] &= [A_k][u_1] - r_a[A_k][i_a] - [A_k] \frac{d[\Psi_a]}{dt} = \\
&= [A_k][u_1] - r_a[i'_a] - \frac{d[\Psi'_a]}{dt} + \frac{d[A_k]}{dt}[\Psi_a]. \quad (5)
\end{aligned}$$

Вводим обратные матрицы [Л. 5, 6] преобразований $[A_1^{-1}]$, $[A_2^{-1}]$, $[A_k^{-1}]$:

$$[u_2] = [A_2^{-1}][u'_2], \quad [u_1] = [A_1^{-1}][u'_1], \quad [\Psi_a] = [A_k^{-1}][\Psi'_a], \quad (6)$$

причем, например, $[\Psi'_a]$ получается умножением слева равенства (4) для $[\Psi'_a]$ на $[A_k^{-1}]$:

$$[A_k^{-1}][\Psi'_a] = [A_k^{-1}][A_k][\Psi_a] = [\Psi_a]. \quad (7)$$

Матрица $[A_k^{-1}]$ и ее развернутое выражение даны в приложении I (П-6) и (П-7).

С учетом (6) и (7) перепишем (5):

$$\begin{aligned}
[A_k][A_2^{-1}][u'_2] &= [A_k][A_1^{-1}][u'_1] - [r_a][i'_a] - \frac{d[\Psi'_a]}{dt} + \\
&+ \frac{d[A_k]}{dt}[A_k^{-1}][\Psi'_a]. \quad (8)
\end{aligned}$$

Выполняя дифференцирование $\frac{d[A_k]}{dt}$ и перемножая матрицы $[A_k][A_2^{-1}]$, $[A_k][A_1^{-1}]$ и $\frac{d[A_k]}{dt}[A_k^{-1}][\Psi'_a]$, получим:

$$\begin{aligned}
&\begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_2) & \sin(\theta_k - \theta_2) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_2) & \cos(\theta_k - \theta_2) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u'_2] = \\
&= \begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_1) & \sin(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_1) & \cos(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u'_1] - \\
&- r_a[i'_a] - \frac{d[\Psi'_a]}{dt} + \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 \\ -1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} \frac{d\theta_k}{dt} [\Psi'_a]. \quad (9)
\end{aligned}$$

Преобразуем уравнения потокосцеплений. Для этого умножим слева обе части (1) для потокосцеплений на $[A_k]$:

$$[\Psi'_a] = [A_k][\Psi_a] = [A_k][L_a][i_a] = [A_k][L_a][A_k^{-1}][i'_a] = [L'_a][i'_a]. \quad (10)$$

$[L'_a]$ представляет собой преобразованную матрицу индуктивностей линии. Она равна:

$$[L'_a] = [A_k] [L_a] [A_k^{-1}] = \begin{bmatrix} L_{a1} & 0 & 0 \\ 0 & L_{a1} & 0 \\ 0 & 0 & L_{a0} \end{bmatrix}, \quad (11)$$

где $L_{a1} = L_a - M_a$ — индуктивность прямой последовательности линии;
 $L_{a0} = L_a + 2M_a$ — индуктивность нулевой последовательности линии.

Подставляя (11) в (9) и перемножая матрицы $\begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 \\ -1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$

и $[L'_a]$, в последнем члене правой части получим:

$$\begin{aligned} & \begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_2) & \sin(\theta_k - \theta_2) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_2) & \cos(\theta_k - \theta_2) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u]_2' = \\ & = \begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_1) & \sin(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_1) & \cos(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u]_1' - \\ & - r_a [i'_a] - [L'_a] \frac{d[i'_a]}{dt} + \begin{bmatrix} 0 & L_{a1} & 0 \\ -L_{a1} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} [i'_a] \frac{d\theta_k}{dt}. \end{aligned} \quad (12)$$

В развернутом виде уравнения линии \mathcal{L} будут таковы [Л. 4]:

$$\begin{aligned} u_{2d} \cos(\theta_k - \theta_2) + u_{2q} \sin(\theta_k - \theta_2) &= u_{1d} \cos(\theta_k - \theta_1) + \\ &+ u_{1q} \sin(\theta_k - \theta_1) - r_a i_{ad} - L_{a1} \frac{di_{ad}}{dt} + L_{a1} i_{aq} \frac{d\theta_k}{dt}, \end{aligned} \quad (13)$$

$$\begin{aligned} -u_{2d} \sin(\theta_k - \theta_2) + u_{2q} \cos(\theta_k - \theta_2) &= -u_{1d} \sin(\theta_k - \theta_1) + \\ &+ u_{1q} \cos(\theta_k - \theta_1) - r_a i_{aq} - L_{a1} \frac{di_{aq}}{dt} - L_{a1} i_{ad} \frac{d\theta_k}{dt}, \end{aligned} \quad (14)$$

$$u_{20} = u_{10} - r_a i_{a0} - L_{a0} \frac{di_{a0}}{dt}. \quad (15)$$

Следует отметить, что если рассматривать протекание токов нулевой последовательности через землю, то величины r_a в (13), (14) и (15) будут различны.

Рассматривая только симметричные коммутации, опустим величины нулевой последовательности. Тогда (13) и (14) удобно объединить, представив их одним уравнением в комплексной форме. Полагая

$$\left. \begin{aligned} \dot{u}_2 &= u_{2d} + ju_{2q}, \\ \dot{u}_1 &= u_{1d} + ju_{1q}, \\ \dot{i}_a &= i_{ad} + ji_{aq}. \end{aligned} \right\} \quad (16)$$

и складывая (13) с умноженным на j (14), получим:

$$\dot{u}_2 e^{-j(\theta_k - \theta_2)} = \dot{u}_1 e^{-j(\theta_k - \theta_1)} - \dot{i}_a \left(r_a + jL_{a1} \frac{d\theta_k}{dt} \right) - L_{a1} \frac{d\dot{i}_a}{dt}. \quad (17)$$

Считая угловые скорости роторов обеих синхронных машин (рис. 1) и координатных осей одинаковыми и постоянными:

$$\text{и} \quad \left. \begin{aligned} \omega_k &= \omega_1 = \omega_2 = \omega_0 \\ \frac{d\theta_k}{dt} &= \omega_k = \omega_0, \end{aligned} \right\} \quad (18)$$

и полагая

$$Z_{a1} = r_a + j\omega_0 L_{a1}, \quad (19)$$

$$\theta_k - \theta_2 = \int_0^t \omega_k dt + \theta_{k0} - \left(\int_0^t \omega_2 dt + \theta_{20} \right) = \theta_{k0} - \theta_{20} = \delta_{k20} \quad (20)$$

и аналогично

$$\theta_k - \theta_1 = \delta_{k10}, \quad (21)$$

получим комплексное уравнение линии передачи, отнесенное к координатным осям, вращающимся с постоянной скоростью ω_0 :

$$\dot{u}_2 e^{-j\delta_{k20}} = \dot{u}_1 e^{-j\delta_{k10}} - \dot{i}_a Z_{a1} - L_{a1} \frac{d\dot{i}_a}{dt}. \quad (22)$$

Переходя к изображениям при

$$\dot{u}_2 \doteq \dot{U}_2; \quad \dot{u}_1 \doteq \dot{U}_1; \quad \dot{i}_a \doteq \dot{I}_a, \quad (23)$$

с учетом ненулевых начальных условий ($\dot{i}_a(0) \neq 0$) получаем комплексное операторное уравнение линии передачи, отнесенное к координатным осям, вращающимся с постоянной скоростью ω_0 :

$$\dot{U}_2 e^{-j\delta_{k20}} = \dot{U}_1 e^{-j\delta_{k10}} - \dot{I}_a [r_a + L_{a1}(p + j\omega_0)] + L_{a1} \dot{i}_a(0). \quad (24)$$

При нулевых начальных условиях и при отнесении фазных напряжений на концах линии к одним и тем же вращающимся координатным

натным осям (так что $\theta_k = \theta_2$ и $\theta_k = \theta_1$ и поэтому $\delta_{k20} = 0$ и $\delta_{k10} = 0$) получим комплексное операторное уравнение линии в наиболее простом виде:

$$\dot{U}_2 - \dot{U}_1 = \dot{I}_1 [r_{\lambda} + (p + j\omega_0) L_{\lambda 1}]. \quad (25)$$

Таким образом, как частный случай из ряда общих выражений, выведенных нами выше, мы получили формулу (25), уже известную в литературе и приведенную без вывода, например, в одной из статей Е. Я. Казовского [Л. 7].

В приложении 2 показано, что выведенные выше уравнения (13) и (14) являются более общей формой записи равенств (21)–(25), полученных нами в [Л. 8], или, что то же, равенств (8)–(11) в [Л. 9].

3. Статическая нагрузка

Поскольку статическая нагрузка является таким же симметричным элементом цепи, как рассмотренная выше линия передачи, и обладает в каждой фазе сопротивлением и индуктивностью и взаимоиндуктивностью между фазами, ее уравнения, отнесенные к координатным осям $d_k, q_k, 0$, вращающимся с произвольной угловой скоростью ω_k , можно получить сразу из равенств (13)–(15).

В самом деле, из схемы рис. 1 видно, что как нагрузка H , так и линия L присоединены к одному и тому же узлу 1. Но другой конец линии L присоединен к точке 2 с напряжениями u_{2d}, u_{2q}, u_{20} , а другой конец нагрузки H — к точке с потенциалом, равным нулю. Поэтому, если в уравнениях (13)–(15) в соответствии с выбранными положительными направлениями тока в линии L и в нагрузке H положить $u_{2d} = u_{2q} = u_{20} = 0$ и заменить $i_{\lambda d}, i_{\lambda q}, i_{\lambda 0}, r_{\lambda}, L_{\lambda 1}, L_{\lambda 0}$ соответственно на $i_{\kappa d}, i_{\kappa q}, i_{\kappa 0}, r_{\kappa}, L_{\kappa 1}, L_{\kappa 0}$, то мы получим уравнения статической нагрузки, отнесенные к системе координат $d_k, q_k, 0$:

$$0 = u_{1d} \cos(\theta_k - \theta_1) + u_{1q} \sin(\theta_k - \theta_1) - r_{\kappa} i_{\kappa d} - L_{\kappa 1} \frac{di_{\kappa d}}{dt} + L_{\kappa 1} i_{\kappa q} \frac{d\theta_k}{dt}, \quad (26)$$

$$0 = -u_{1d} \sin(\theta_k - \theta_1) + u_{1q} \cos(\theta_k - \theta_1) - r_{\kappa} i_{\kappa q} - L_{\kappa 1} \frac{di_{\kappa q}}{dt} - L_{\kappa 1} i_{\kappa d} \frac{d\theta_k}{dt}, \quad (27)$$

$$0 = u_{10} - r_{\kappa} i_{\kappa 0} - L_{\kappa 0} \frac{di_{\kappa 0}}{dt}. \quad (28)$$

Переходя к комплексной форме, будем иметь:

$$\dot{u}_1 e^{-j(\theta_k - \theta_1)} = \dot{i}_\kappa \left(r_\kappa + j L_{\kappa 1} \frac{d\theta_k}{dt} \right) + L_{\kappa 1} \frac{d\dot{i}_\kappa}{dt}, \quad (29)$$

где

$$\dot{i}_\kappa = \dot{i}_{\kappa d} + j \dot{i}_{\kappa q}. \quad (30)$$

При постоянных скоростях [см. равенства (18) и (21)]

$$\dot{u}_1 e^{-j\delta_{k10}} = \dot{i}_\kappa Z_\kappa + L_{\kappa 1} \frac{d\dot{i}_\kappa}{dt}, \quad (31)$$

где

$$Z_\kappa = r_\kappa + j\omega_0 L_{\kappa 1}. \quad (32)$$

Полагая далее

$$\dot{i}_\kappa \doteqdot I_\kappa, \quad (33)$$

получим с учетом ненулевых начальных условий комплексное операторное уравнение статической нагрузки, отнесенное к координатным осям, вращающимся с постоянной угловой скоростью ω_0 :

$$\dot{U}_1 e^{-j\delta_{k10}} = I_\kappa [r_\kappa + L_{\kappa 1}(p + j\omega_0)] + L_{\kappa 1} \dot{i}_\kappa(0). \quad (34)$$

При нулевых начальных условиях и при отнесении фазных напряжений в узле 1 к координатным осям $d_k, q_k, 0$ (так что $\theta_k = \theta_1$ и $\delta_{k10} = 0$) получим комплексное операторное уравнение линии в наиболее простом виде:

$$\dot{U}_1 = I_\kappa [r_\kappa + L_{\kappa 1}(p + j\omega_0)]. \quad (35)$$

В приложении 3 показано, что выведенные выше уравнения (26) и (27) являются более общей формой записи равенств (145) — (148), полученных нами в [Л. 8], или, что то же, равенств (13) — (16) в [Л. 9].

4. Продольная емкость

В целях получения наиболее общих результатов дадим вывод уравнений переходных процессов в продольной емкости C' , относя их к системе координат $d_k, q_k, 0$, вращающейся с произвольной угловой скоростью ω_k .

Запишем исходные уравнения закона Ома для мгновенных значений фазных токов и напряжений:

$$[u_1] - [u_3] = \frac{1}{C'} \int [i_{C'}] dt. \quad (36)$$

Значение матрицы $[u_1]$ дано в (П-1), а матриц $[u_3]$ и $[i_{C'}]$ — в приложении 4 (П-19).

Для отнесения уравнений продольной емкости к осям $d_k, q_k, 0$ вводим, как и выше, матрицу преобразований $[A_k]$ (2). Напряжение в точке 3 $[u'_3]$ отнесем к координатным осям, вращающимся с угловой скоростью ω_3 (рис. 2). Для этого можно представить себе, что, например, к узлу 3 присоединен синхронный генератор $СГЗ$, с ротором которого жестко связаны координатные оси $d_3, q_3, 0$:

$$[u'_3] = [A_3] [u_3]. \quad (37)$$

Матрица $[A_3]$ получается из (2) при $k=3$. Матрица $[u'_1]$ дана в (П-2), а матрица $[u'_3]$ — в приложении 4 (П-20). Для токов емкости C' имеем:

$$[i'_{C'}] = [A_k] [i_{C'}]. \quad (38)$$

Матрица $[i'_{C'}]$ дана в приложении 4 (П-21) и (П-22).

Для преобразования уравнения (36) умножим слева обе его части на $[A_k]$. С учетом (38) получим:

$$\begin{aligned} [A_k] [u_1] - [A_k] [u_3] &= \frac{1}{C'} [A_k] \int [i_{C'}] dt = \frac{1}{C'} \int [A_k] [i_{C'}] dt + \\ &+ \int d[A_k] ([u_1] - [u_3]). \end{aligned} \quad (39)$$

Учитывая, что $[A_k]$ зависит только от θ_k при образовании $d[A_k]$, переменным нужно считать θ_k .

Обратные матрицы [Л. 5, 6] преобразований $[A_1^{-1}]$, $[A_k^{-1}]$ (и аналогично $[A_3^{-1}]$) даны выше равенствами (6), (П-6) и (П-7). Поэтому

$$[A_k^{-1}] [i'_{C'}] = [A_k^{-1}] [A_k] [i_{C'}] = [i_{C'}]. \quad (40)$$

С учетом (6) и (40) перепишем (39):

$$\begin{aligned} [A_k] [A_1^{-1}] [u'_1] - [A_k] [A_3^{-1}] [u'_3] &= \frac{1}{C'} \int [i'_{C'}] dt + \\ &+ \int d[A_k] ([A_1^{-1}] [u'_1] - [A_3^{-1}] [u'_3]) = \frac{1}{C'} \int [i'_{C'}] dt + \\ &+ \int d([A_k] [A_1^{-1}] [u'_1] - [A_k] [A_3^{-1}] [u'_3]). \end{aligned} \quad (41)$$

Выполняя в последнем равенстве перемножение матриц $[A_k] [A_1^{-1}]$ и $[A_k] [A_3^{-1}]$, получим:

$$\begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_1) & \sin(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_1) & \cos(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u'_1] -$$

$$\begin{aligned}
& - \begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_3) & \sin(\theta_k - \theta_3) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_3) & \cos(\theta_k - \theta_3) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u'_3] = \frac{1}{C'} \int [i'_{C'}] dt + \\
& + \int \left\{ \frac{d}{d\theta_k} \begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_1) & \sin(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_1) & \cos(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u'_1] d\theta_k - \right. \\
& \left. - \int \left\{ \frac{d}{d\theta_k} \begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_3) & \sin(\theta_k - \theta_3) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_3) & \cos(\theta_k - \theta_3) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u'_3] d\theta_k. \quad (42) \right.
\end{aligned}$$

Выполнив дифференцирование в правой части последнего равенства, получим уравнение переходных процессов в матричной форме для продольной емкости, отнесенное к системе координат, вращающейся с произвольной скоростью ω_k :

$$\begin{aligned}
& \begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_1) & \sin(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_1) & \cos(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u'_1] - \\
& - \begin{bmatrix} \cos(\theta_k - \theta_3) & \sin(\theta_k - \theta_3) & 0 \\ -\sin(\theta_k - \theta_3) & \cos(\theta_k - \theta_3) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} [u'_3] = \frac{1}{C'} \int [i'_{C'}] dt - \\
& - \int \begin{bmatrix} \sin(\theta_k - \theta_1) & -\cos(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ \cos(\theta_k - \theta_1) & \sin(\theta_k - \theta_1) & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} [u'_1] \frac{d\theta_k}{dt} dt + \\
& + \int \begin{bmatrix} \sin(\theta_k - \theta_3) & -\cos(\theta_k - \theta_3) & 0 \\ \cos(\theta_k - \theta_3) & \sin(\theta_k - \theta_3) & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} [u'_3] \frac{d\theta_k}{dt} dt. \quad (43)
\end{aligned}$$

В развернутом виде эти уравнения будут таковы:

$$\begin{aligned}
& u_{1d} \cos(\theta_k - \theta_1) + u_{1q} \sin(\theta_k - \theta_1) - u_{3d} \cos(\theta_k - \theta_3) - \\
& - u_{3q} \sin(\theta_k - \theta_3) = \frac{1}{C'} \int i_{C'd} dt - \int [u_{1d} \sin(\theta_k - \theta_1) - \\
& - u_{1q} \cos(\theta_k - \theta_1)] \frac{d\theta_k}{dt} dt + \int [u_{3d} \sin(\theta_k - \theta_3) - \\
& - u_{3q} \cos(\theta_k - \theta_3)] \frac{d\theta_k}{dt} dt; \quad (44)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& -u_{1d} \sin(\theta_k - \theta_1) + u_{1q} \cos(\theta_k - \theta_1) + u_{3d} \sin(\theta_k - \theta_3) - \\
& -u_{3q} \cos(\theta_k - \theta_3) = \frac{1}{C'} \int i_{C'q} dt - \int [u_{1d} \cos(\theta_k - \theta_1) + \\
& + u_{1q} \sin(\theta_k - \theta_1)] \frac{d\theta_k}{dt} dt + \int [u_{3d} \cos(\theta_k - \theta_3) + \\
& + u_{3q} \sin(\theta_k - \theta_3)] \frac{d\theta_k}{dt} dt; \quad (45)
\end{aligned}$$

$$u_{10} - u_{30} = \frac{1}{C'} \int i_{C'0} dt. \quad (46)$$

Рассматривая только симметричные коммутации, перепишем полученные уравнения в комплексной форме:

$$\begin{aligned}
\dot{u}_1 e^{-j(\theta_k - \theta_1)} - \dot{u}_3 e^{-j(\theta_k - \theta_3)} &= \frac{1}{C'} \int i_{C'} dt - j \int \dot{u}_1 \frac{d\theta_k}{dt} e^{-j(\theta_k - \theta_1)} dt + \\
&+ j \int \dot{u}_3 \frac{d\theta_k}{dt} e^{-j(\theta_k - \theta_3)} dt, \quad (47)
\end{aligned}$$

где

$$\dot{i}_{C'} = i_{C'd} + j i_{C'q}. \quad (48)$$

Считая угловые скорости ω_k , ω_1 и ω_3 (рис. 2) одинаковыми и постоянными:

$$\text{и} \quad \left. \begin{aligned} \omega_k &= \omega_1 = \omega_3 = \omega_0 \\ \frac{d\theta_k}{dt} &= \omega_k = \omega_0, \end{aligned} \right\} \quad (49)$$

и полагая согласно (20) и (21)

$$\left. \begin{aligned} \theta_k - \theta_1 &= \theta_{k0} - \theta_{10} = \delta_{k10}, \\ \theta_k - \theta_3 &= \theta_{k0} - \theta_{30} = \delta_{k30}, \end{aligned} \right\} \quad (50)$$

получим комплексное уравнение для емкости, отнесенное к координатным осям, вращающимся с постоянной скоростью ω_0 :

$$\dot{u}_1 e^{-j\delta_{k10}} - \dot{u}_3 e^{-j\delta_{k30}} = \frac{1}{C'} \int i_{C'} dt - j\omega_0 e^{-j\delta_{k10}} \int \dot{u}_1 dt + j\omega_0 e^{-j\delta_{k30}} \int \dot{u}_3 dt. \quad (51)$$

Переходя к изображениям при

$$\dot{u}_1 \doteq \dot{U}_1; \quad \dot{u}_3 \doteq \dot{U}_3; \quad i_{C'} \doteq \dot{I}_{C'}, \quad (52)$$

и производя интегрирование, как обычно, в пределах от $-\infty$ до t с учетом ненулевых начальных условий $\left(\frac{1}{C'} \int_{-\infty}^0 i_{C'} dt \neq 0 \right.$ и, вообще говоря, $\int_{-\infty}^0 \dot{u}_1 dt \neq 0$, а также $\int_{-\infty}^0 \dot{u}_3 dt \neq 0$), получим комплекс-

ное операторное уравнение для продольной емкости, отнесенное к координатным осям, вращающимся с постоянной скоростью ω_0 :

$$\dot{U}_1 e^{-j\theta_{k10}} - \dot{U}_3 e^{-j\theta_{k30}} = \frac{I_{C'}}{pC'} + \frac{1}{C'} \int_{-\infty}^0 i_{C'} dt - j\omega_0 e^{-j\theta_{k10}} \frac{\dot{U}_1}{p} + j\omega_0 e^{-j\theta_{k30}} \frac{\dot{U}_3}{p}. \quad (53)$$

При нулевых начальных условиях и при отнесении фазных напряжений на зажимах продольной емкости к одним и тем же координатным осям (так что $\theta_k = \theta_1 = \theta_3$ и поэтому $\delta_{k10} = \delta_{k30} = 0$) получим комплексное операторное уравнение продольной емкости в наиболее простом виде:

$$\dot{U}_1 - \dot{U}_3 = \frac{I_{C'}}{pC'} - \frac{j\omega_0}{p} (\dot{U}_1 - \dot{U}_3) \quad (54)$$

или

$$\dot{U}_1 - \dot{U}_3 = \frac{I_{C'}}{C'(p + j\omega_0)}. \quad (55)$$

5. Поперечная емкость

Из схемы рис. 1 видно, что как продольная емкость C' , так и поперечная емкость C присоединены к одному и тому же узлу 1. Но другой зажим продольной емкости C присоединен к точке 3 с напряжениями u_{3d} , u_{3q} , u_{30} , а другой зажим поперечной емкости C — к точке с потенциалом, равным нулю. Поэтому если во всех формулах предыдущего параграфа положить u_{3a} , u_{3b} , u_{3c} , u_{3d} , u_{3q} , u_{30} равными нулю и заменить $i_{C'd}$, $i_{C'q}$, $i_{C'0}$, C' соответственно на i_{Cd} , i_{Cq} , i_{C0} , C , то получим уравнения для поперечной емкости C , отнесенные к координатным осям d_k , q_k , 0 , вращающимся с произвольной угловой скоростью ω_k . Ограничимся записью уравнений, эквивалентных только равенствам (44) — (46) и (55):

$$u_{1d} \cos(\theta_k - \theta_1) + u_{1q} \sin(\theta_k - \theta_1) = \frac{1}{C} \int i_{Cd} dt - \int [u_{1d} \sin(\theta_k - \theta_1) - u_{1q} \cos(\theta_k - \theta_1)] \frac{d\theta_k}{dt} dt; \quad (56)$$

$$-u_{1d} \sin(\theta_k - \theta_1) + u_{1q} \cos(\theta_k - \theta_1) = \frac{1}{C} \int i_{Cq} dt - \int [u_{1d} \cos(\theta_k - \theta_1) + u_{1q} \sin(\theta_k - \theta_1)] \frac{d\theta_k}{dt} dt; \quad (57)$$

$$u_{10} = \frac{1}{C} \int i_{C0} dt; \quad (58)$$

$$\dot{U}_1 = \frac{I_C}{C(p + j\omega_0)}. \quad (59)$$

Отсюда получаем комплексное операторное сопротивление поперечной емкости, отнесенное к координатным осям $d_0, q_0, 0$, вращающимся с постоянной угловой скоростью ω_0 :

$$Z_c(p + j\omega_0) = \frac{1}{C(p + j\omega_0)}. \quad (60)$$

Таким образом, как частный случай из ряда более общих выражений, выведенных нами выше, мы получили формулу (60), уже известную в литературе и приведенную без вывода, например, в одной из статей Е. Я. Казовского [Л. 7].

Заключение

1. Показано, что преобразование к вращающимся координатным осям уравнений переходных процессов таких статических элементов электрических цепей, как линии передачи, нагрузки, продольные и поперечные емкости, производится совершенно единообразно. Это создает единство в методе преобразований, что весьма облегчает усвоение и практическое применение этого, на первый взгляд довольно трудного, раздела теоретической электротехники.

2. Применяемое преобразование является обобщением преобразования Парка, так как в нем оси координат вращаются с произвольной угловой скоростью ω_k .

3. Отметим, что таким же методом производится преобразование уравнений переходных электрохимических процессов синхронных и асинхронных машин.

4. Указанное преобразование проводится в матричной форме. При этом наиболее просто и естественно получаются значения преобразованных индуктивностей, сопротивлений, емкостей и уравнений в целом. Для их получения приходится производить операции, вытекающие из хода преобразования и сводящиеся к дифференцированию, а чаще всего к умножению матриц. Никаких искусственных преобразований, не вытекающих из хода изложения вопроса, при этом делать не приходится.

5. Настоящая статья автора завершает собой рассмотрение вопросов о преобразовании уравнений переходных процессов всех основных элементов цепей (явнополюсные и неявнополюсные синхронные машины, асинхронные двигатели, линии передачи, нагрузки, продольные и поперечные емкости) к координатным осям $d_k, q_k, 0$, вращающимся с произвольной угловой скоростью ω_k .

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Матрицы для линии передачи

$$[u_1] = \begin{bmatrix} u_{1a} \\ u_{1b} \\ u_{1c} \end{bmatrix}; \quad [i_1] = \begin{bmatrix} i_{1a} \\ i_{1b} \\ i_{1c} \end{bmatrix}; \quad [L_1] = \begin{bmatrix} L_a & M_a & M_a \\ M_a & L_a & M_a \\ M_a & M_a & L_a \end{bmatrix}. \quad (\text{П-1})$$

Аналогично выражаются матрицы $[u_2]$ и $[\Psi_A]$.

$$[u'_2] = \begin{bmatrix} u_{2d} \\ u_{2q} \\ u_{20} \end{bmatrix}; \quad [u'_1] = \begin{bmatrix} u_{1d} \\ u_{1q} \\ u_{10} \end{bmatrix}. \quad (\text{П-2})$$

$$\left. \begin{aligned} u_{2d} &= \frac{2}{3} [u_{2a} \cos \theta_2 + u_{2b} \cos (\theta_2 - 120^\circ) + u_{2c} \cos (\theta_2 + 120^\circ)], \\ u_{2q} &= -\frac{2}{3} [u_{2a} \sin \theta_2 + u_{2b} \sin (\theta_2 - 120^\circ) + u_{2c} \sin (\theta_2 + 120^\circ)], \\ u_{20} &= \frac{1}{3} [u_{2a} + u_{2b} + u_{2c}]. \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-3})$$

Аналогичные выражения можно записать для u_{1d} , u_{1q} , u_{10} . Матрицы $[i'_A]$ и $[\Psi'_A]$ будут выражаться так:

$$[i'_A] = \begin{bmatrix} i_{Ad} \\ i_{Aq} \\ i_{A0} \end{bmatrix}; \quad [\Psi'_A] = \begin{bmatrix} \Psi_{Ad} \\ \Psi_{Aq} \\ \Psi_{A0} \end{bmatrix}. \quad (\text{П-4})$$

Развернутое выражение для $[i'_A]$:

$$\left. \begin{aligned} i_{Ad} &= \frac{2}{3} [i_{Aa} \cos \theta_k + i_{Ab} \cos (\theta_k - 120^\circ) + i_{Ac} \cos (\theta_k + 120^\circ)], \\ i_{Aq} &= -\frac{2}{3} [i_{Aa} \sin \theta_k + i_{Ab} \sin (\theta_k - 120^\circ) + i_{Ac} \sin (\theta_k + 120^\circ)], \\ i_{A0} &= \frac{1}{3} [i_{Aa} + i_{Ab} + i_{Ac}]. \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-5})$$

Аналогичные выражения будут для Ψ_{Ad} , Ψ_{Aq} , Ψ_{A0} .

Матрица $[A_k^{-1}]$:

$$[A_k^{-1}] = \begin{bmatrix} \cos \theta_k & -\sin \theta_k & 1 \\ \cos (\theta_k - 120^\circ) & -\sin (\theta_k - 120^\circ) & 1 \\ \cos (\theta_k + 120^\circ) & -\sin (\theta_k + 120^\circ) & 1 \end{bmatrix}. \quad (\text{П-6})$$

Ее развернутое выражение для токов линии:

$$\left. \begin{aligned} i_{Aa} &= i_{Ad} \cos \theta_k - i_{Aq} \sin \theta_k + i_{A0}, \\ i_{Ab} &= i_{Ad} \cos (\theta_k - 120^\circ) - i_{Aq} \sin (\theta_k - 120^\circ) + i_{A0}, \\ i_{Ac} &= i_{Ad} \cos (\theta_k + 120^\circ) - i_{Aq} \sin (\theta_k + 120^\circ) + i_{A0}. \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-7})$$

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Уравнения (13) и (14) как более общая форма равенств, применявшихся автором в 1938 г.

Для доказательства этого утверждения приведем в соответствие обозначения рис. 1 и рис. 1, 3, 4, 5 [Л. 9], воспроизведенных на рис. 3—6, имея в виду, что линии Л на рис. 1 (правые части последующих равенств) со-

отвечает сеть (трансформатор и линия) на рис. 3—5 (левые части последующих равенств):

$$\left. \begin{aligned} r_c &= r_A, & i_{cd} &= i_{Ad}, \\ x_c &= x_{cd}(p) = x_{cq}(p) = L_{A1}, & i_{cq} &= i_{Aq} \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-8})$$

и $0 = u_{ld}$, ибо напряжение U на шинах бесконечной мощности (рис. 3) совпадает по направлению с поперечной осью q_1 машины, имитирующей

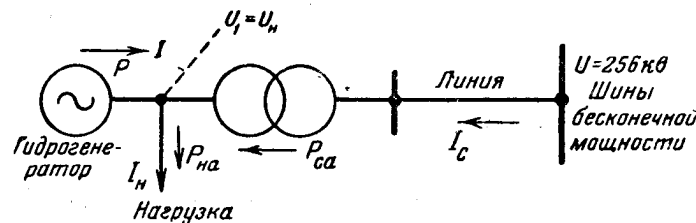


Рис. 3. Схема генератор—нагрузка—сеть—шины бесконечной мощности.

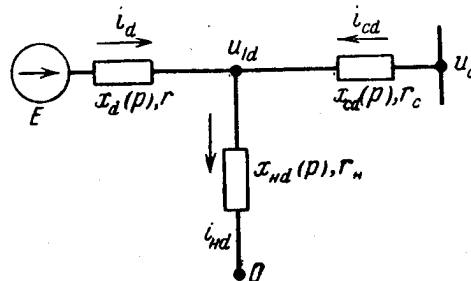


Рис. 4. Эквивалентная операторная схема по продольной оси для рис. 3.

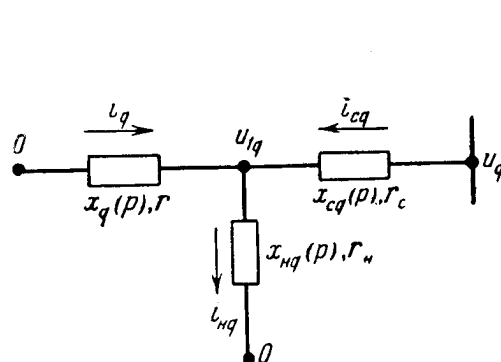


Рис. 5. Эквивалентная операторная схема по поперечной оси для рис. 3.

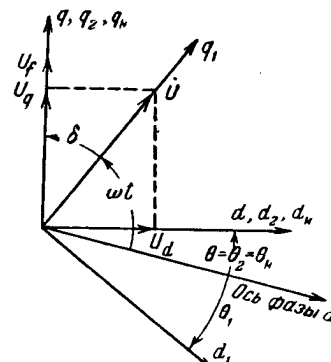


Рис. 6. Взаимное расположение координатных осей и магнитных осей обмоток гидрогенератора.

сеть бесконечной мощности. Ей соответствует на рис. 1 синхронный генератор СГГ.

Далее имеем:

$$U = u_{1q}, \quad u_d = u_{2d}, \quad u_q = u_{2q}, \quad (\text{П-9})$$

т. е. гидрогенератор по рис. 3 соответствует синхронной машине *СГ2* на рис. 1.

Так как уравнения (8) — (11) [Л. 9] отнесены к осям, жестко связанным с ротором генератора, то и равенства (13) и (14) отнесем к осям, жестко связанным с ротором *СГ2*. Поэтому

$$\theta_k = \theta_2 = \theta \text{ и } \frac{d}{dt} = p. \quad (\text{П-10})$$

При этих условиях из (13) и (14) получаем:

$$\left. \begin{aligned} u_{1d} &= -U \sin(\theta_1 - \theta) - r_c i_{cd} - x_c p i_{cd} + x_c i_{cq} p \theta, \\ u_{1q} &= U \cos(\theta_1 - \theta) - r_c i_{cq} - x_c p i_{cq} - x_c i_{cd} p \theta. \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-11})$$

Из векторной диаграммы рис. 6 следует:

$$\delta = \theta - \theta_1, \quad u_d = U \sin \delta, \quad u_q = U \cos \delta. \quad (\text{П-12})$$

С учетом (П-12) и уравнений (10) и (11) [Л. 9], т. е.

$$\left. \begin{aligned} \Psi_{cd} &= -x_{cd}(p) i_{cd} = -x_c i_{cd}, \\ \Psi_{cq} &= -x_{cq}(p) i_{cq} = -x_c i_{cq} \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-13})$$

получаем из (П-11):

$$\left. \begin{aligned} u_{1d} &= u_d - [-p \Psi_{cd} + r_c i_{cd} + \Psi_{cq} p \theta], \\ u_{1q} &= u_q - [-p \Psi_{cq} + r_c i_{cq} - \Psi_{cd} p \theta], \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-14})$$

т. е. в точности уравнения (8) и (9) [Л. 9].

Таким образом, мы доказали, что уравнения (13) и (14) для линий передачи являются более общей формой записи равенств (П-14), которыми мы пользовались значительно раньше.

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Уравнения (26) и (27) как более общая форма равенств, применявшихся автором в 1938 г.

Для доказательства этого утверждения приведем в соответствие обозначения рис. 1 и рис. 1, 3, 4, 5 [Л. 9], воспроизведенных на рис. 3—6, имея в виду, что нагрузке *H* на рис. 1 соответствует нагрузка на рис. 3—5:

$$x_n = x_{nd}(p) = x_{nq}(p) = L_{n1} \text{ и т. д.} \quad (\text{П-15})$$

Так как уравнения (13) — (16) [Л. 9] отнесены к осям, жестко связанным с ротором гидрогенератора, то и равенства (26) и (27) отнесем к осям, жестко связанным с ротором *СГ1*. Поэтому

$$\theta_k = \theta_1 = \theta \text{ и } \frac{d}{dt} = p. \quad (\text{П-16})$$

При этих условиях из (26) и (27) с учетом (П-15) и уравнений (15) и (16) [Л. 9], т. е.

$$\left. \begin{aligned} \Psi_{nd} &= -x_{nd}(p) i_{nd} = -x_n i_{nd}, \\ \Psi_{nq} &= -x_{nq}(p) i_{nq} = -x_n i_{nq}, \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-17})$$

получаем:

$$\left. \begin{aligned} u_{1d} &= -p \Psi_{nd} + r_n i_{nd} + \Psi_{nq} p \theta, \\ u_{1q} &= -p \Psi_{nq} + r_n i_{nq} - \Psi_{nd} p \theta, \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-18})$$

т. е. в точности уравнения (13) и (14) [Л. 9]. Таким образом, и в случае статической нагрузки мы доказали, что уравнения (26) и (27) являются более общей формой записи равенств (П-18), которыми мы пользовались значительно раньше.

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

Матрицы для продольной емкости

$$\left. \begin{aligned} [u_3] &= \begin{bmatrix} u_{3a} \\ u_{3b} \\ u_{3c} \end{bmatrix}; \\ [i_{C'}] &= \begin{bmatrix} i_{C'a} \\ i_{C'b} \\ i_{C'c} \end{bmatrix}. \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-19})$$

$$[u'_3] = \begin{bmatrix} u_{3d} \\ u_{3q} \\ u_{30} \end{bmatrix}. \quad (\text{П-20})$$

$$[i'_{C'}] = \begin{bmatrix} i_{C'd} \\ i_{C'q} \\ i_{C'0} \end{bmatrix}. \quad (\text{П-21})$$

$$\left. \begin{aligned} i_{C'd} &= \frac{2}{3} [i_{C'a} \cos \theta_k + i_{C'b} \cos (\theta_k - 120^\circ) + i_{C'c} \cos (\theta_k + 120^\circ)], \\ i_{C'q} &= -\frac{2}{3} [i_{C'a} \sin \theta_k + i_{C'b} \sin (\theta_k - 120^\circ) + i_{C'c} \sin (\theta_k + 120^\circ)], \\ i_{C'0} &= \frac{1}{3} [i_{C'a} + i_{C'b} + i_{C'c}]. \end{aligned} \right\} \quad (\text{П-22})$$

ЛИТЕРАТУРА

1. R. H. Two-reaction theory of synchronous machines, ч. I, Trans. AIEE, 1929, т. 48, стр. 716.
2. R. H. Park, Two-reaction theory of synchronous machines, ч. II, Trans. AIEE, 1933, т. 52, стр. 352.
3. А. А. Янко-Триницкий, Уравнения переходных электромагнитных процессов асинхронного двигателя и их решения, „Электричество“, 1951, № 3.
4. С. В. Страхов, О выборе системы координат при расчете переходных процессов в цепях с синхронными машинами, „Электричество“, 1954, № 6.
5. Э. В. Зелях, Основы общей теории линейных электрических схем, Изд. АН СССР, 1951.
6. Ф. Р. Гантмахер, Теория матриц, ГИТТЛ, 1953.
7. Е. Я. Казовский, Переходные процессы в электрических системах, содержащих вращающиеся машины переменного тока, „Электричество“, 1951, № 2.
8. С. В. Страхов, Исследование влияния свободных магнитных полей, связанных с обмоткой статора, на динамическую устойчивость синхронной машины. Научный отчет по работе, выполненной в ЭНИН АН СССР, 1938.
9. С. В. Страхов, Исследование влияния свободных магнитных полей, связанных с обмоткой статора, на динамическую устойчивость синхронной машины. Известия ЭНИН АН СССР, 1940, т. X.

ОСНОВЫ РАСЧЕТА АНИЗОТРОПНЫХ СТЕНОК И ДНА ЭЛЕКТРОЛИТИЧЕСКОЙ ВАННЫ С УВЕЛИЧЕННЫМИ ЭКВИВАЛЕНТНЫМИ РАЗМЕРАМИ

*Канд. техн. наук, доцент Ю. М. Шамаев,
канд. техн. наук, доцент Н. Г. Катков*

1. Введение

В работах [Л. 1, 2] предложен эффективный способ снижения искажений моделируемых в электролитической ванне полей посредством применения полупроводящих границ. Указанный способ был единственным для моделирования объемных полей. При моделировании плоскопараллельных полей возможно применение способа конформного преобразования областей (см., например, [Л. 3]). При моделировании плоскомеридианных полей устранение влияния изотропного дна может быть достигнуто приданием ему определенной формы [Л. 4].

Исследования показали, что имеется еще один способ снижения искажений моделируемых полей посредством применения анизотропных границ. Этот способ одинаково применим при моделировании плоскопараллельных и объемных полей независимо от их конкретной структуры. Анизотропная стенка ванны при определенных условиях эквивалентна изотропной стенке значительно большей толщины с проводимостью, равной проводимости электролита или оптимальной проводимости изотропной стенки [Л. 1, 2]. Указанная анизотропизация эквивалентна увеличению эффективного объема ванны.

2. Сущность метода и его обоснование

Рассмотрим искажения поля точечного заряда (источника), расположенного в непосредственной близости от плоской анизотропной стенки ванны.

Обозначим проводимость электролита γ_1 , а проводимость анизотропного слоя толщиной a

$$\gamma_2 = \begin{vmatrix} \gamma_{2||} & 0 & 0 \\ 0 & \gamma_{2||} & 0 \\ 0 & 0 & \gamma_{2\perp} \end{vmatrix}, \quad (1)$$

где $\gamma_{2\parallel}$ — проводимость в направлении, параллельном границе стенки;

$\gamma_{2\perp}$ — проводимость в направлении, перпендикулярном границе стенки.

В таком случае для расчета поля легко воспользоваться методом изотропизации А. В. Нетушила [Л. 5, 6]: заменить анизотропный слой толщиной a изотропным слоем толщиной

$$b = a \sqrt{\frac{\gamma_{2\parallel}}{\gamma_{2\perp}}} \quad (2)$$

и проводимостью

$$\gamma_{2\text{из}} = \sqrt{\gamma_{2\parallel} \gamma_{2\perp}}. \quad (3)$$

Рассмотрим случай согласования проводимостей, когда эквивалентная изотропная стенка имеет проводимость, равную проводимости электролита. В этом случае на границе раздела электролита γ_1 и слоя $\gamma_{2\text{из}}$ преломление поля будет отсутствовать.

В этом случае потенциал помех определяется зеркальным изображением источника от второй границы анизотропной стенки.

При всех возможных расположениях точечного источника величина потенциала помех будет самой большой при расположении источника непосредственно у границы с анизотропным слоем

$$\varphi_{\text{п. макс. макс}} = \frac{i}{8\pi\gamma_1 b}. \quad (4)$$

Этот потенциал помех в ν раз меньше потенциала помех при изотропной стенке той же толщины a :

$$\nu = \frac{\varphi_{\text{ли}}}{\varphi_{\text{п. макс. макс}}} = \frac{b}{a} = \sqrt{\frac{\gamma_{2\parallel}}{\gamma_{2\perp}}}, \quad (5)$$

где ν — степень сжатия стенки.

Для получения существенного выигрыша необходимо, чтобы $\gamma_{2\parallel} \gg \gamma_{2\perp}$, что может быть достигнуто, по-видимому, только в структурно-искусственных (сложных) материалах. Очевидно, что требования к анизотропии материала достаточно жестки, однако они выполнимы.

3. Электролитическая ванна с кольцевой анизотропной стенкой

Материал кольцевой стенки ванны должен обладать аксиально-цилиндрической анизотропией проводимости в отличие от прямолинейной анизотропии материала в ванне с плоской стенкой:

$$\gamma_2 = \begin{vmatrix} \gamma_{2\perp} & 0 & 0 \\ 0 & \gamma_{2\parallel} & 0 \\ 0 & 0 & \gamma_{2\parallel} \end{vmatrix}, \quad (6)$$

где $\gamma_{2\perp}$ — проводимость радиальная;
 $\gamma_{2\parallel}$ — проводимость осевая и азимутальная.

Можно определить связь между толщиной эквивалентной изотропной стенки ванны b и действительной толщиной a и ее эквивалентную проводимость [Л. 5, 6]:

$$\gamma_{2\parallel} = \sqrt{\gamma_{2\parallel} \gamma_{2\perp}} \quad (7)$$

и

$$\frac{b}{R_0} = \left(1 + \frac{a}{R_0}\right) \sqrt{\frac{\gamma_{2\parallel}}{\gamma_{2\perp}}}, \quad (8)$$

где R_0 — радиус внутренней границы ванны.

Если выполняется условие согласования проводимостей, то эффект, созданный анизотропной стенкой ванны, эквивалентен расширению ее границ ($R_1 \rightarrow R_1'$) в ν раз:

$$\nu = \frac{R_1'}{R_0} = \left(\frac{R_1}{R_0}\right) \sqrt{\frac{\gamma_{2\parallel}}{\gamma_{2\perp}}}. \quad (9)$$

Следовательно, если требуется для снижения искажений поля расширение границ стенки ванны не менее чем в $\nu_{\text{мин}}$ раз, то должно выполняться условие

$$\sqrt{\frac{\gamma_{2\parallel}}{\gamma_{2\perp}}} \geq \frac{\ln \nu_{\text{мин}}}{\ln r_1} = \frac{\lg \nu_{\text{мин}}}{\lg r_1}, \quad (10)$$

где $r_1 = \frac{R_1}{R_0}$ — нормированный радиус внешнего контура ванны.
 Результаты расчета

$$\sqrt{\frac{\gamma_{2\parallel}}{\gamma_{2\perp}}} = \frac{\ln \nu}{\ln r_1}$$

представлены на рис. 1.

Пользуясь рис. 1, легко рассчитать любой интересующий нас случай. Так, например, ванна диаметром $2R_1 = 30$ см должна быть эквивалентна ванне с диаметром не менее $2R_1' = 18$ м (!!!), следовательно, $\nu = 60$. Толщина анизотропного покрытия стенки $a = 3$ мм. Тогда $r_1 = 0,01$ и

$$\sqrt{\frac{\gamma_{2\parallel}}{\gamma_{2\perp}}} \geq 413.$$

Для слоистого материала со слоями одинаковой толщины и существенно различной проводимости γ' и γ'' их отношение равно¹

$$\frac{\gamma'}{\gamma''} \approx 4 \frac{\gamma_{2\parallel}}{\gamma_{2\perp}} \geq 2,37 \cdot 10^4.$$

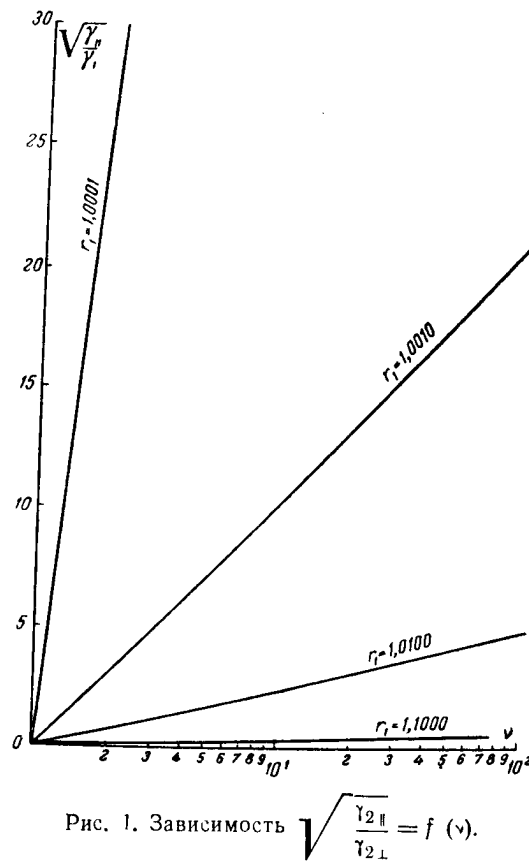
¹ См. приложение.

С другой стороны, если принять проводимость электролита γ_1 равной $10^{-3} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$, то их произведение равно

$$\gamma' \gamma'' = \gamma_{2\parallel} \gamma_{2\perp} = \gamma_1^2 = 10^{-6} \text{ ом}^{-2} \cdot \text{см}^{-2},$$

откуда

$$\gamma' = \beta \cdot 0,154 \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$$



и

$$\gamma'' = \frac{1}{\beta} \cdot 6,5 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1},$$

причем

$$\beta \geq 1.$$

Из изложенного видно, сколь значительным может быть эффект снижения искажений моделируемых плоскопараллельных полей анизотропными стенками ванны.

4. Электролитическая ванна с прямоугольной анизотропной стенкой

Рассмотрим одну из «сторон» прямоугольной электролитической «рамки» (рис. 2). Область, изображенная на рис. 2 жирными линиями, получена деформацией сжатия прямоугольной рамки, обозначенной пунктиром. Соответствие координат деформированной и недеформированной сред определяется выражением

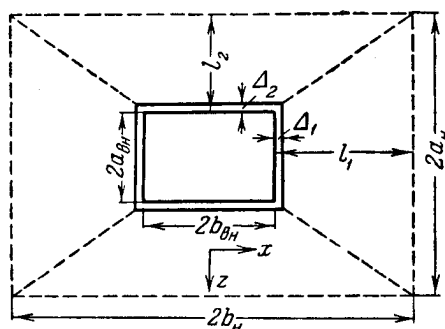


Рис. 2. Совмещенный чертеж недеформированной и деформированной прямоугольных электролитических рамок.

$$x = \frac{\frac{b_{вн}}{a_{макс}} + z}{\frac{b_{вн}}{a_{макс}} + z_1} x_1. \quad (11)$$

Поскольку при деформации среды каждому элементарному объему недеформированной области dV ставится в однозначное соответствие некоторый элементарный объем деформированной области dV_1 , а также поскольку ток через недеформированные поверхности dS и деформированные dS_1 , а также через

поверхности, охватывающие любую пару элементарных объемов, должен сохранить свою величину, должно иметь место равенство $\bar{\delta} dS = \bar{\delta}_1 dS_1$ или

$$\operatorname{div} \bar{\delta} dV = \operatorname{div} \bar{\delta}_1 dV_1, \quad (12)$$

где $\bar{\delta}$ и $\bar{\delta}_1$ — плотности токов соответственно недеформированной и деформированной сред.

Выполнение условия (12) приводит к анизотропизации электрических свойств деформируемой среды.

Из уравнения (12) могут быть определены компоненты тензора проводимости:

$$\gamma_{zz} = \gamma \frac{dz_1}{dz} \frac{\partial x}{\partial x_1}, \quad (13)$$

$$\gamma_{xx} = \gamma \frac{\partial x_1}{\partial x} \frac{dz}{dz_1}. \quad (14)$$

Произведение $\gamma_{zz} \gamma_{xx}$ оказывается величиной постоянной и равной квадрату проводимости исходной изотропной среды.

Компоненты тензора проводимости могут быть найдены интегрированием уравнений (13) и (14). Подставляя в уравнение (13)

закон деформации (11), получим следующее дифференциальное уравнение:

$$\frac{dz}{\frac{b_{вн}}{a_{макс}} + z} = \frac{\gamma}{\gamma_{zz}} \frac{dz_1}{\frac{b_{вн}}{a_{макс}} + z_1}. \quad (15)$$

Интегрируя его в пределах, определяемых положениями зетовых границ изотропной и анизотропной сред, получим выражение компоненты тензора проводимости:

$$\gamma_{zz} = \gamma \frac{\Delta}{l} \frac{1}{\frac{b_{вн}}{b_{н}} - \frac{b_{н}}{b_{вн}} \ln \frac{b_{н}}{b_{вн}}}, \quad (16)$$

и, учитывая (14), имеем:

$$\gamma_{xx} = \gamma \frac{l}{\Delta} \frac{b_{вн}}{b_{н} - b_{вн}} \ln \frac{b_{н}}{b_{вн}}. \quad (17)$$

Игрексовая компонента тензора проводимости может быть взята любой и, в частности, равной γ_{xx} .

Произвольность выбора γ_{yy} связана с тем, что поле плоскопараллельно и, следовательно, не имеет слагающей градиента вдоль оси OY , перпендикулярной чертежу рис. 2.

5. Электролитическая ванна с прямоугольной анизотропной стенкой и анизотропным дном

Наряду с анизотропизацией стенок возможна также и анизотропизация дна, что позволяет осуществить электролитическую ванну небольших размеров для моделирования объемных полей.

Электролитическое „дно“ представляет собой усеченную пирамиду с прямоугольным основанием (рис. 3). Область, изображенная на рис. 3 жирными линиями, получена деформацией сжатия вдоль оси OZ области, обозначенной пунктиром.

Деформации вдоль осей OX и OY будут, очевидно, аналогичны рассмотренному выше случаю [формула (11)]:

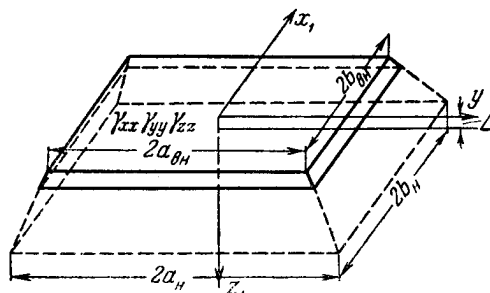


Рис. 3. Деформированное „дно“ ванны с анизотропными электрическими свойствами, характеризуемое тензорной проводимостью γ_{ik} .

$$x = \frac{\frac{b_{вн}}{a_{макс 2}} + z}{\frac{b_{вн}}{a_{макс 2}} + z_1} x_1, \quad (18)$$

$$y = \frac{\frac{a_{вн}}{a_{макс 2}} + z}{\frac{a_{вн}}{a_{макс 2}} + z_1} y_1. \quad (19)$$

Компоненты тензора проводимости могут быть определены из уравнения (12):

$$\left. \begin{aligned} \gamma_{xx} &= \gamma \frac{\partial x_1}{\partial x} \frac{\partial y}{\partial y_1} \frac{dz}{dz_1}, \\ \gamma_{yy} &= \gamma \frac{\partial y_1}{\partial y} \frac{\partial x}{\partial x_1} \frac{dz}{dz_1}, \\ \gamma_{zz} &= \gamma \frac{dz_1}{dz} \frac{\partial x}{\partial x_1} \frac{\partial y}{\partial y_1}. \end{aligned} \right\} \quad (20)$$

Их произведение оказывается равным

$$\gamma_{xx} \gamma_{yy} \gamma_{zz} = \gamma^3 \frac{dV}{dV_1}. \quad (21)$$

Соотношение (21) является более общим, чем (3), в которое оно вырождается в двухмерном случае при значении

$$\gamma_{yy} = \gamma \frac{dV}{dV_1}. \quad (22)$$

Компоненты тензора проводимости найдутся интегрированием уравнений (20).

Из уравнений (20), (18) и (19) получаем следующее дифференциальное уравнение:

$$\gamma_{zz} \frac{dz}{\left(\frac{b_{\theta n}}{a_{\max 1}} + z\right) \left(\frac{a_{\theta n}}{a_{\max 2}} + z\right)} = \gamma \frac{dz_1}{\left(\frac{b_{\theta n}}{a_{\max 1}} + z_1\right) \left(\frac{a_{\theta n}}{a_{\max 2}} + z_1\right)}. \quad (23)$$

Интегрируя (23) в пределах, определяемых положениями зетовых границ изотропной и анизотропной сред, получим одно из главных значений тензора проводимости анизотропной среды:

$$\gamma_{zz} = \gamma \frac{\Delta}{l} \left| \frac{b_n}{b_{\theta n}} - \frac{a_n}{a_{\theta n}} \right| \frac{1}{\ln \frac{b_n a_{\theta n}}{b_{\theta n} a_n}}. \quad (24)$$

Рассматривая далее второе уравнение системы (20), найдем, что с учетом законов деформации (18) и (19) оно принимает вид:

$$\gamma_{yy} \frac{\frac{b_{\theta n}}{a_{\max 1}} + z_1}{\frac{a_{\theta n}}{a_{\max 2}} + z_1} dz_1 = \gamma \frac{\frac{b_{\theta n}}{a_{\max 1}} + z}{\frac{a_{\theta n}}{a_{\max 2}} + z} dz. \quad (25)$$

Интегрирование этого уравнения даст второе главное значение тензора проводимости анизотропной среды:

$$\gamma_{yy} = \gamma \frac{l}{\Delta} \frac{a_{\theta n}}{a_n - a_{\theta n}} \left[\frac{b_n}{b_{\theta n}} - 1 + \frac{b_{\theta n} a_n - b_n a_{\theta n}}{b_{\theta n} (a_n - a_{\theta n})} \ln \frac{a_n}{a_{\theta n}} \right]. \quad (26)$$

Третье главное значение получается из (26) заменой a на b , и наоборот:

$$\gamma_{xx} = \gamma \frac{l}{\Delta} \frac{b_{\text{вн}}}{b_{\kappa} - b_{\text{вн}}} \left[\frac{a_{\kappa}}{a_{\text{вн}}} - 1 + \frac{a_{\text{вн}} b_{\kappa} - a_{\kappa} b_{\text{вн}}}{a_{\text{вн}} (b_{\kappa} - b_{\text{вн}})} \ln \frac{b_{\kappa}}{b_{\text{вн}}} \right]. \quad (27)$$

Таким образом, нами получены все главные значения тензора проводимости анизотропной среды, что полностью исчерпывает поставленную выше задачу.

В частном случае, когда $a_{\text{вн}} = a_{\kappa}$, т. е. деформация вдоль оси OY отсутствует, из (19) получаем:

$$\gamma_{xx} = \gamma \frac{l}{\Delta} \frac{b_{\text{вн}}}{b_{\kappa} - b_{\text{вн}}} \ln \frac{b_{\kappa}}{b_{\text{вн}}}, \quad (28)$$

что точно совпадает с выражениями (16), (17). Если к тому же и $b_{\kappa} = b_{\text{вн}}$, то (28) вырождается в следующее соотношение:

$$\gamma_{xx} = \gamma \frac{l}{\Delta}, \quad (29)$$

что соответствует простому сжатию без боковых деформаций.

В случае, когда размеры $a_{\text{вн}} \approx a_{\kappa}$ велики, главное значение тензора проводимости вдоль оси анизотропии, совпадающей с осью координат OY , оказывается равным

$$\gamma_{yy} = \gamma \frac{l}{\Delta}. \quad (30)$$

Из (30) следует, что отсутствие сжатия вдоль оси анизотропии не создает дополнительного изменения проводимости в сравнении со случаем только вертикального уплотнения.

Смысл последнего результата очевиден, поскольку при отсутствии деформации вдоль оси OY составляющая градиента потенциала вдоль этой оси не меняется, толщина же трубки тока уменьшается в $\frac{l}{\Delta}$ раз. Для сохранения значения тока в этой

трубке необходимо повысить проводимость слоя в $\frac{l}{\Delta}$ раз, что и утверждает формула (30).

Эти результаты обеспечивают возможность расчета и конструирования неискажающих электролитических ванн из анизотропных материалов.

6. Расчет электролитических ванн из анизотропных материалов

Расчет анизотропных стенок для моделирования плоскопараллельных полей. Рассмотрим область анизотропизации, показанную на рис. 2.

В основу расчета стенок кладутся формулы (16) и (17), из которых следует, что при произвольных размерах a_k , b_k , l_k и

Δ_k материал стенок различен. Стенки получаются из одного и того же материала, если выполнить два условия:

$$\frac{l_1}{b_{\text{вн}}} = \frac{l_2}{a_{\text{вн}}} = A, \quad \frac{l_2}{\Delta_2} = \frac{l_1}{\Delta_1} = C. \quad (31)$$

В этих условиях формулы (16) принимают вид:

$$\gamma_{xx} = \gamma k, \quad \gamma_{zz} = \frac{\gamma}{k}. \quad (32)$$

Здесь

$$k = \frac{C}{A} \ln(1 + A).$$

Из (31) получаем пропорцию:

$$\frac{b_{\text{вн}}}{a_{\text{вн}}} = \frac{\Delta_1}{\Delta_2}. \quad (33)$$

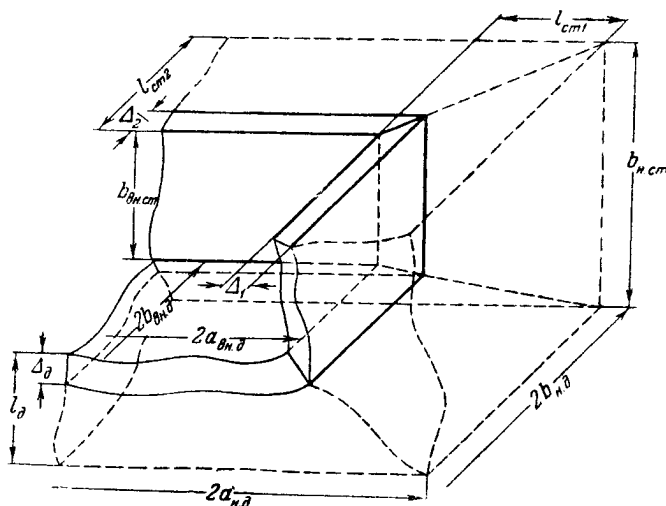


Рис. 4. Совмещенный чертеж недеформированной и деформированной областей электролита, указывающий на характер деформаций при формировании анизотропной ванны для моделирования объемных полей.

Расчет проводится в следующем порядке. Задавшись внутренними размерами ванны $a_{\text{вн}}$ и $b_{\text{вн}}$, из пропорции (33) определяем толщины стенок.

Затем по (31) находим A и C , задав предварительно удаления стенок l_1 и l_2 эквивалентной обычной ванны.

Далее по (32) находим γ_{xx} и γ_{zz} , которыми должен обладать анизотропный материал стенок.

Расчет анизотропных стенок и дна для моделирования объемных полей. Область анизотропизации показана на рис. 4.

В основу расчета стенок и дна кладутся формулы (24), (26) и (27).

Из этих формул следует, что при произвольной геометрии ванны материал, идущий на изготовление стенок и дна, различен. Это неудобство можно устранить выполнением двух условий:

$$\frac{l_{cm1}}{a_{вн.д}} = \frac{l_{cm2}}{b_{вн.д}} = \frac{l_d}{b_{вн.ст}} = A; \quad \frac{l_{cm1}}{\Delta_1} = \frac{l_{cm2}}{\Delta_2} = \frac{l_d}{\Delta_d} = C. \quad (34)$$

В этих условиях выражения (24), (26) и (27) принимают вид:

$$\left. \begin{aligned} \gamma_{xx} &= \gamma_{yy} = \gamma C, \\ \gamma_{zz} &= \frac{\gamma}{C} (A + 1). \end{aligned} \right\} \quad (35)$$

Из (34) получаем пропорцию:

$$\frac{a_{вн.д}}{b_{вн.д}} = \frac{\Delta_1}{\Delta_2}; \quad \frac{b_{вн.д}}{b_{вн.ст}} = \frac{\Delta_2}{\Delta_d}; \quad \frac{\Delta_d}{b_{вн.ст}} = \frac{A}{C}. \quad (36)$$

Расчет ванны производится аналогично предыдущему. Задавшись внутренними размерами ванны $a_{вн.д}$, $b_{вн.д}$, $b_{вн.ст}$, из пропорций (36) определяем толщины стенок.

Далее по (34), предварительно задав удаления границ l_{cm1} , l_{cm2} и l_d эквивалентной ванны, находим A и C .

И наконец, из (35) определяем главные значения тензора проводимости, которым должен обладать анизотропный материал ванны.

Здесь, как и в случае ванны, предназначенной для моделирования плоскопараллельных полей, следует избегать чрезмерных удалений границ эквивалентной ванны, так как значительное удаление границ эквивалентной ванны соответствует сильному сжатию картины поля в анизотропной стенке.

Пример расчета анизотропных стенок электролитической ванны для моделирования плоскопараллельных полей

1. Задаемся внутренними размерами ванны.
2. Определяем толщины стенок:

$$\frac{\Delta_1}{\Delta_2} = \frac{b_{вн}}{a_{вн}} = 1, \quad \Delta_1 = \Delta_2 = \Delta.$$

Выбираем $\Delta = 1$ см.

3. Задаем удаления стенок эквивалентной ванны:

$$l_1 = l_2 = 100 \text{ см.}$$

4. Вычисляем вспомогательные коэффициенты A и C :

$$A = \frac{l_1}{b_{вн}} = \frac{100}{25} = 4,$$

$$C = \frac{l_1}{\Delta_1} = \frac{100}{1} = 100.$$

5. Определяем главные значения тензора проводимости, которым должен обладать анизотропный материал стенок:

$$\gamma_{xx} = \gamma k = \gamma \frac{C}{A} \ln(1 + A) = \gamma \frac{100}{4} \ln(1 + 4) = 40,2\gamma,$$

$$\gamma_{zz} = \frac{\gamma}{k} = \frac{\gamma}{40,2} = 0,0249\gamma.$$

Примем проводимость электролита $\gamma = 5 \cdot 10^{-4} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$; тогда

$$\gamma_{xx} = 40,2 \cdot 5 \cdot 10^{-4} = 2,02 \cdot 10^{-2} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1},$$

$$\gamma_{zz} = 0,0249 \cdot 5 \cdot 10^{-4} = 1,24 \cdot 10^{-5} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}.$$

ПРИЛОЖЕНИЕ

В двухкомпонентном материале слоистой структуры, проводимость слоев которого γ' и γ'' и толщины d' и d'' , проводимость в направлении, параллельном слоям, равна

$$\gamma_{\parallel} = \frac{\gamma'd' + \gamma''d''}{d' + d''}, \quad (\text{П-1})$$

а в направлении, перпендикулярном слоям, равна

$$\gamma_{\perp} = \frac{(d' + d'')\gamma'\gamma''}{\gamma'd'' + \gamma''d'}. \quad (\text{П-2})$$

Следовательно,

$$\frac{\gamma_{\parallel}}{\gamma_{\perp}} = \frac{(\gamma'd' + \gamma''d'')(\gamma'd'' + \gamma''d')}{(d' + d'')\gamma'\gamma''} \quad (\text{П-3})$$

и

$$\gamma_{\parallel} \gamma_{\perp} = \gamma'\gamma'' \frac{\gamma'd' + \gamma''d''}{\gamma'd'' + \gamma''d'}. \quad (\text{П-4})$$

В случае равенства $d' = d''$ выражения (П-1) — (П-4) упрощаются:

$$\gamma_{\parallel} = \frac{\gamma' + \gamma''}{2}, \quad (\text{П-5})$$

$$\gamma_{\perp} = \frac{2\gamma'\gamma''}{\gamma' + \gamma''}, \quad (\text{П-6})$$

$$\frac{\gamma_{\parallel}}{\gamma_{\perp}} = \frac{(\gamma' + \gamma'')^2}{4\gamma'\gamma''}, \quad (\text{П-7})$$

$$\gamma_{\parallel} \gamma_{\perp} = \gamma'\gamma''. \quad (\text{П-8})$$

Те же выражения (П-1) при соизмеримости толщины слоев и при $\gamma' \gg \gamma''$ принимают вид:

$$\gamma_{\parallel} = \gamma' \frac{d'}{d' + d''} = \frac{\gamma'}{1 + \frac{d''}{d'}}, \quad (\text{П-9})$$

$$\gamma_{\perp} = \gamma'' \frac{d' + d''}{d''} = \gamma'' \left(1 + \frac{d'}{d''} \right), \quad (\text{П-10})$$

$$\frac{\gamma_{\parallel}}{\gamma_{\perp}} = \frac{\gamma'}{\gamma''} \frac{1}{\left(1 + \frac{d''}{d'}\right) \left(1 + \frac{d'}{d''}\right)} = \frac{\frac{\gamma'}{\gamma''}}{2 + \frac{d'}{d''} + \frac{d''}{d'}}. \quad (\text{П-11})$$

$$\gamma_{\parallel} \gamma_{\perp} = \gamma' \gamma'' \frac{d'}{d''}. \quad (\text{П-12})$$

Размеры „зерна“ структуры определяются из сравнения проводимости γ_{\perp} с четным числом $2n$ слоев с проводимостью γ_{\perp} с нечетным числом $2n+1$ слоев. Очевидно, что возможны два варианта: избыточный слой может иметь проводимость либо γ' , либо γ'' . В обоих случаях для определения числа слоев $2n$, при котором определение γ_{\perp} отличается от γ_{\parallel} не более чем на 1%, необходимое число слоев оказывается равным $2n=100$. При $d' + d'' = 20$ мк размер „зерна“ структуры оказывается порядка 1 мм, что вполне допустимо. Если исходить из 10% погрешности определения γ_{\perp} , то $2n=10$ и при тех же толщинах слоев размер „зерна“ порядка 0,1 мм.

Следует отметить, что при любом соотношении проводимостей: $\gamma' > \gamma''$ и, наоборот, $\gamma'' > \gamma'$, всегда

$$\gamma_{\parallel} > \gamma_{\perp}, \quad (\text{П-13})$$

что является необходимым условием снижения потенциала помех.

При большой разнице в проводимости слоев одинаковой толщины и $\gamma' \gg \gamma''$ с большой точностью

$$\frac{\gamma_{\parallel}}{\gamma_{\perp}} = \frac{\gamma'}{4\gamma''}. \quad (\text{П-14})$$

Следовательно, степень сжатия

$$\nu = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\gamma'}{\gamma''}}. \quad (\text{П-15})$$

Нас интересует обратная задача. В таком случае достаточно, чтобы

$$\sqrt{\frac{\gamma'}{\gamma''}} \geq 2\nu_{\min}. \quad (\text{П-16})$$

Пользуясь последним соотношением (П-16) и условием согласования проводимостей, легко определить проводимость любого слоя:

$$\gamma' \geq 2\gamma_{1\nu_{\min}}, \quad (\text{П-17})$$

$$\gamma'' \leq \frac{\gamma_1}{2\nu_{\min}}.$$

Совершенно ясно, что имеются известные ограничения „сверху“ для γ' и для γ'' „снизу“. Так, проводимость металлов порядка 10^{+5} ом⁻¹.см⁻¹, проводимость бакелитового лака, например, порядка 10^{-9} ом⁻¹.см⁻¹. Поскольку проводимость электролита в ванне порядка 10^{-3} ом⁻¹.см⁻¹, то имеют место примерно следующие условия:

$$10^5 \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1} \geq \gamma' \geq 2 \cdot 10^{-3} \nu_{\min} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1},$$

$$10^{-9} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1} \leq \gamma'' \leq \frac{5 \cdot 10^{-2}}{\nu_{\min}} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1},$$

$$\gamma' \gamma'' = 10^{-6} \text{ ом}^{-2} \cdot \text{см}^{-2}$$

или, исключая последнее равенство,

$$10^3 \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1} \geq \gamma' \geq 2 \cdot 10^{-3} \nu_{\text{мин}} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1},$$

$$10^{-9} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1} \leq \gamma'' \leq \frac{5 \cdot 10^{-4}}{\nu_{\text{мин}}} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}.$$

Как видно, условия вполне совместимы и позволяющие получить существенный выигрыш ($\nu_{\text{макс}}$ порядка 10^{-5}). Полученные соотношения показывают, что металлы в такой структуре материала применены быть не могут. Поскольку удельная проводимость тонких металлических слоев несколько ниже, то не исключена возможность их применения.

Известные слоистые материалы, такие, как текстолит, имеют $\frac{\gamma_{\parallel}}{\gamma_{\perp}}$ порядка 100. При этом был бы возможен десятикратный выигрыш, если бы выполнялось условие согласования. Однако оно не выполняется.

Предложенный ранее [Л. 1, 2] метод полупроводящих границ является предельным „угрублением“ метода слоистой структуры до простейшей как бы двухслойной системы: вариант Б — $\gamma' > \gamma_1$, $\gamma_1 > \gamma'' = 0$; вариант П — $\gamma'' < \gamma_1$, $\gamma_1 < \gamma' = \infty$. И в том и в другом случае второй слой фактически не работает.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Е. Боголюбов и Ю. М. Шамаев, Электролитическая ванна с полупроводящими стенками, ДАН СССР, т. ХСVIII, 1954, № 3.
2. В. Е. Боголюбов и Ю. М. Шамаев, Электролитическая ванна с минимально искажающими стенками, „Электричество“, 1954, № 10.
3. П. М. Егоров, Экспериментальное исследование потенциальных полей посредством конформно преобразованных моделей, „Электричество“, 1954, № 3.
4. L. Dadda, Mogelli elettrolitici per lo studio dei campi armonici simmetria di rivoluzione. (Электрическое моделирование для изучения гармонических полей при наличии симметрии вращения), Energia elettr., т. 30, 1953, № 12.
5. А. В. Нетушил, Электрические поля в анизотропных средах, „Электричество“, 1950, № 3.
6. Физические основы электротехники. Под общей редакцией К. М. Поливанова, Госэнергоиздат, 1950, стр. 63—65.

К УЧЕТУ РЕАЛЬНЫХ СВОЙСТВ МАТЕРИАЛОВ В МАГНИТНОМ УСИЛИТЕЛЕ РАМЕЯ

*Инж. Г. П. Андреев, доктор техн. наук, доцент
В. Е. Боголюбов, инж. В. Л. Дятлов*

Цель настоящей работы показать возможность расчета процессов в цепях со сталью с учетом реальных характеристик сердечников с петлями гистерезиса, близкими к прямоугольным. Такой расчет производится на примере магнитного усилителя Раменя.

Магнитный усилитель Раменя благодаря своей малой инерционности привлекает к себе внимание многих исследователей [Л. 1—4]. На рис. 1 представлена одноконтурная схема усилителя Раменя, на которой указаны принятые положительные направления токов и э. д. с., действующих в цепях.

В цепь нагрузки входят: синусоидальная э. д. с. питания e_1 , вентиль B_1 , обмотка с числом витков w_1 и сопротивление нагрузки r_k . В цепь управления входят: синусоидальная э. д. с. питания e_2 , э. д. с. напряжения сигнала e_y или сопротивление управления r_y , вентиль B_2 , обмотка с числом витков w_2 .

Уравнения Кирхгофа для цепей нагрузки и управления имеют вид:

$$e_1 = r_1 i_1 + w_1 \frac{d\Phi}{dt} + u_{B1}, \quad (1)$$

$$e_2 = r_2 i_2 + w_2 \frac{d\Phi}{dt} + e_y + u_{B2}, \quad (2)$$

где r_1 и r_2 — полные сопротивления соответствующих цепей;
 u_{B1} и u_{B2} — напряжения на первом и втором вентилях.

Работа усилителя Раменя обычно рассматривается при

$$\frac{e_1}{e_2} = \frac{w_1}{w_2}. \quad (3)$$

Пусть при протекании тока в цепи управления цепь нагрузки будет заперта.

Запирающее напряжение на вентиле B_1 легко получить из уравнений (1) и (2):

$$u_{B1} = \frac{\omega_1}{\omega_2} (e_y + r_2 i_2). \quad (4)$$

При протекании тока в цепи нагрузки запирающее напряжение на вентиле B_2 будет

$$u_{B2} = -e_y + \frac{\omega_2}{\omega_1} r_1 i_1. \quad (5)$$

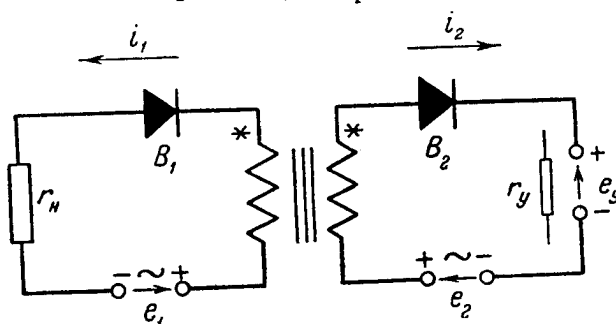


Рис. 1. Схема: однотактного магнитного усилителя Рамея.

Вентиль B_1 не пропускает тока, когда напряжение на нем положительно. Вентиль B_2 не пропускает тока, когда напряжение на нем отрицательно.

Если в течение всего времени протекания тока в цепи нагрузки напряжение на вентиле цепи управления $u_{B2} < 0$, а при протекании тока в цепи управления $u_{B1} > 0$, то имеет место полностью раздельная работа цепей. В настоящей работе ведется рассмотрение режимов полностью раздельной работы цепей усилителя.

1. Построение характеристик усилителя при управлении выпрямленным однополупериодным напряжением

Напряжение сигнала является синусоидальным, когда э. д. с. питания в цепи управления имеет положительное направление, э. д. с. напряжения сигнала равно нулю, когда э. д. с. питания имеет отрицательное направление (рис. 2).

При расчете характеристик делаются следующие допущения:

- 1) вентили считаются идеальными;
- 2) рассеянием в сердечнике пренебрегаем;
- 3) нагрузка активная;

следовательно:

- 4) длительность протекания тока как в цепи нагрузки, так и в цепи управления равна полупериоду приложенных э. д. с. (рис. 2).

В пропускающий полупериод ток и напряжение появляются и исчезают одновременно. Последнее справедливо в тех случаях, когда кривые возврата гистерезисных петель будут иметь горизонтальные касательные при нулевой напряженности поля ($\frac{dB}{dH} = 0$ при $H = 0$).

При протекании тока в цепи нагрузки уравнение Кирхгофа для этой цепи будет (рис. 1):

$$-E_{1m} \sin \omega t = r_1 i_1 + \omega_1 \frac{d\Phi}{dt} \quad (6)$$

Для тока, протекающего в цепи управления, в следующий полупериод будем иметь уравнение

$$(E_{2m} - E_{ym}) \sin \omega t = r_2 i_2 + \omega_2 \frac{d\Phi}{dt} \quad (7)$$

Рис. 2. Мгновенные значения токов и э. д. с. в усилителе Рамея.

где ω — угловая частота э. д. с.;
 E_{1m} , E_{2m} , E_{ym} — максимальные значения соответствующих э. д. с.
 После несложных преобразований уравнений (6) и (7) получим:

$$-K_1 \sin \omega t = h_1 + \tau_1 \frac{db}{dt} \quad (8)$$

$$K_2 \sin \omega t = h_2 + \tau_2 \frac{db}{dt} \quad (9)$$

где

$$\left. \begin{aligned} K_1 &= \frac{E_{1m} \omega_1}{r_1 H_k l}; & K_2 &= \frac{(E_{2m} - E_{ym}) \omega_2}{r_2 H_k l}; \\ \tau_1 &= \frac{\omega_1^2 S B_r}{r_1 H_k l}; & \tau_2 &= \frac{\omega_2^2 S B_r}{r_2 H_k l}; \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

B_r — остаточная индукция;
 H_k — динамическая коэрцитивная сила;
 S и l — соответственно сечение и длина сердечника;
 $h_1 = \frac{H_1}{H_k}$, $h_2 = \frac{H_2}{H_k}$, $b = \frac{B}{B_r}$, причем H_1 и H_2 — напряженности поля в сердечнике, создаваемые соответствующими токами;
 B — индукция в сердечнике.

Интегрируя уравнения (6) и (7) за соответствующие полупериоды воздействующих э. д. с., получим:

$$-K_1 = \pi h_{1cp} - \omega \tau_1 \Delta b, \quad (10)$$

$$K_2 = \pi h_{2cp} + \omega \tau_2 \Delta b, \quad (11)$$

где h_{1cp} и h_{2cp} — средние значения относительных напряженностей поля за период изменения э. д. с.;

$\Delta b = \frac{\Delta B}{2B_r}$, причем ΔB — высота частотной петли гистерезиса (рис. 3).

Деля уравнение (10) на τ_1 и (11) на τ_2 и складывая их, получим:

$$-h_{1cp} = A + F h_{2cp}, \quad (12)$$

где

$$\left. \begin{aligned} A &= \frac{1}{\pi} \left(K_1 - K_2 \frac{\tau_1}{\tau_2} \right), \\ F &= \frac{\tau_1}{\tau_2}. \end{aligned} \right\} \quad (12')$$

Подставляя выражение для h_{1cp} из уравнения (12) в уравнение (10), получим:

$$\Delta b = C - D \frac{h_{2m}}{K_s}, \quad (13)$$

где

$$\left. \begin{aligned} C &= K_2 \frac{\pi}{\omega \tau_2}; \\ D &= \frac{\pi}{\omega \tau_2}; \\ K_s &= \frac{h_{2m}}{h_{2cp}} = \frac{I_{2m}}{I_{2cp}}, \end{aligned} \right\} \quad (13')$$

причем I_{2m} — максимальное значение тока в цепи управления;

I_{2cp} — средний ток в цепи управления за период $h_{2m} = \frac{H_{2m}}{H_k}$, а H_{2m} — максимальное значение напряженности поля в цепи управления (в общем случае максимальное значение H на частотной петле гистерезиса; рис. 3).

Уравнение (13) дает связь $\Delta b = f_1(h_{2m})$, полученную из анализа уравнений Кирхгофа для данной схемы. С другой стороны, зависимость $\Delta b = f_2(h_{2m})$ является существенной характеристикой материала сердечника, перемагничивание которого идет по частным циклам. Последняя зависимость может быть снята экспериментально путем измерения соответствующих отрезков петли

гистерезиса на экране осциллографа. Для материалов НП50, НП65 и НП45 зависимости $\Delta b = f_2(h_{2m})$ приведены на рис. 4 (здесь $h_{2m} = \frac{H_{2m}}{H_{km}}$). Однако этой характеристики материала недостаточно для проведения точного расчета. Необходимо также учитывать изменение коэффициента K_s .

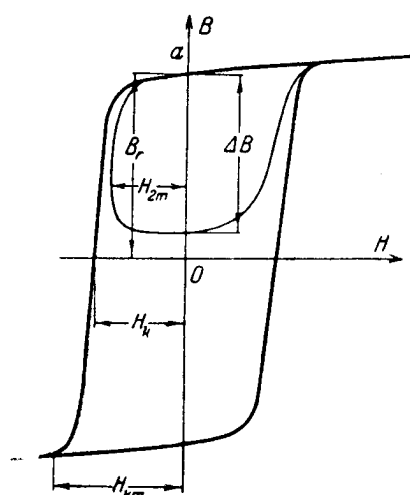


Рис. 3. Предельный и частный цикл гистерезиса.

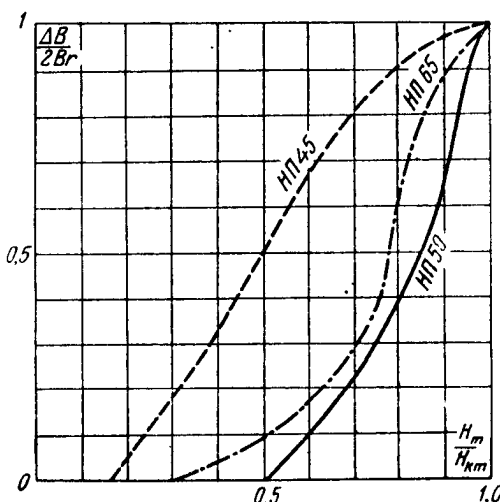


Рис. 4. Кривые $\frac{\Delta B}{2B_r} = f\left(\frac{H_m}{H_{km}}\right)$, характеризующие частные циклы гистерезиса, при работе усилителя Радея для материалов сердечника НП45, НП50, НП65.

Для того чтобы выяснить те факторы, от которых зависит этот коэффициент, обратимся к рассмотрению уравнения (14) полученного из (9):

$$h_2 + \tau_2 \frac{db}{dh_2} \frac{dh_2}{dt} = K_2 \sin \omega t. \quad (14)$$

Это нелинейное дифференциальное уравнение первого порядка с правой частью, решения которого каждый раз ищутся при одних и тех же начальных условиях $\omega t = n\pi$ ($n = 0, 2, 4, \dots$), $h_2 = 0$.

Точка *a* петли гистерезиса (рис. 3) соответствует концу протекания тока в цепи нагрузки ($i_1 = 0$) и началу протекания тока в цепи управления ($i_2 = 0$). Положение точки *a* будет фиксировано, если ток нагрузки насыщал сердечник. В этом случае ток в цепи управления протекает независимо от параметров цепи нагрузки. Ток в цепи управления описывается уравнением (14) и тем самым определяется параметрами K_2 и τ_2 . Поскольку кривая тока в цепи управления определяется параметрами K_2 и τ_2 , постольку следует искать зависимость K_s от последних. Эта

зависимость может быть снята на схеме усилителя Раменя при изменении K_2 и τ_2 . Тогда эта зависимость может применяться для других усилителей Раменя, выполненных на том же материале.

Покажем теперь путь расчета характеристик усилителя. При управлении напряжением в виде полуволн переменной будет величина K_2 , так как в нее входит изменяющаяся амплитуда E_{ym} . Для данного усилителя K_1 , τ_1 и τ_2 постоянны и могут быть подсчитаны по формулам (9'). Для ряда значений E_{ym} подсчитывается ряд значений K_2 [формула (9') для K_2]. В плоскости с ко-

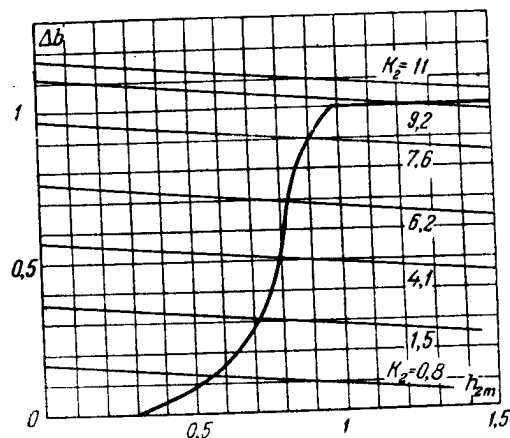


Рис. 5. Кривые зависимости $\Delta b = f_2(h_{2m})$ и прямые семейства

$$\Delta b = C - D \frac{h_{2m}}{K_2}.$$

ординатами h_{2m} и Δb строится характеристика материала $\Delta b = f_2(h_{2m})$ и наносится ряд прямых согласно уравнению (13) при постоянных значениях K_2 , как показано на рис. 5. При этом учитывается зависимость K_2 от τ_2 и K_2 . По точкам пересечения прямых с кривой $\Delta b = f_2(h_{2m})$ строится зависимость

$$h_{2m} = f_3(K_2). \quad (15)$$

Далее по уравнению (12) строится зависимость

$$h_{1cp} = f_4(K_2), \quad (16)$$

причем в уравнение (12) подставлено $h_{2cp} = \frac{h_{2m}}{K_2}$, где h_{2m} берется из уравнения (15). Зависимости (15) и (16) могут быть пересчитаны, причем из (15) получим характеристику

$$I_{2cp} = f_5(E_{ym}), \quad (17)$$

а из (16) характеристику

$$I_{1cp} = f_6(E_{ym}), \quad (18)$$

где I_{1cp} — среднее значение тока за период в цепи нагрузки.

Покажем область применения полученных уравнений, которая определяется наличием раздельной работы цепей нагрузки и уп-

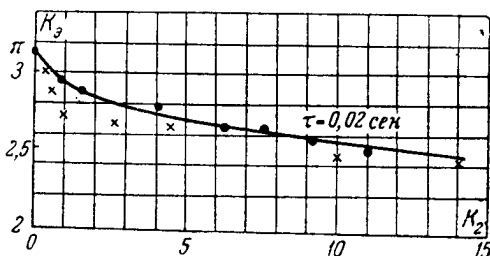


Рис. 6. Кривые зависимости $K_3 = f(K_2)$.

равления. При управлении однополупериодным напряжением условия раздельной работы (4) и (5) будут иметь вид:

$$u_{B1} = \frac{\omega_1}{\omega_2} (e_y + i_2 r_2), \quad (19)$$

$$u_{B2} = \frac{\omega_2}{\omega_1} r_1 i_1. \quad (20)$$

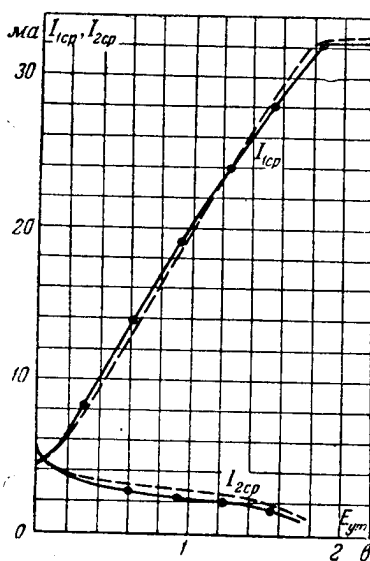


Рис. 7. Расчетные и опытные характеристики усилителя $I_{1cp} = f(E_{ym})$ и $I_{2cp} = f(E_{ym})$.

Из уравнений (19) и (20) следует, что раздельная работа нарушится, когда u_{B1} будет меньше нуля, и следовательно, раздельная работа цепей будет, если

$$e_y + r_2 i_2 \geq 0. \quad (21)$$

Из рис. 2 видно, что неравенство (21) будет выполняться, пока синусоида e_y/r_2 снизу не коснется кривой тока i_2 .

Примем значение тока i_2 в точке касания равным

$$I_{2k} = \frac{H_k e}{\omega_2}. \quad (22)$$

Значение э. д. с. управления в точке касания будем считать максимальным, т. е. равным амплитуде E_{ym} . Тогда раздельная работа цепей будет, если

$$E_{ym} + I_{2k} r_2 \geq 0. \quad (23)$$

Неравенство (23) выполняется при э. д. с. управления, направленной против вентиля, и при направлении ее по вентилю, если E_{ym} не превосходит по модулю величины $I_{2k}r_2$.

В качестве примера учета реальных свойств материала сердечника приводится расчет характеристик усилителя со следующими данными: материал сердечника НП-65; $B_s = 12600$ гс, $B_r = 11000$ гс, $H_k = 0,11$ а/см.

При частоте 50 гц $H_{km} = 0,28$ а/см, $S = 0,248$ см², $l = 7,65$ см, $\omega_1 = 400$, $\omega_2 = 200$, $r_1 = 34$ ом, $r_2 = 14$ ом, $U_{1m} = 3,6$ в, $U_{2m} = 1,8$ в.

Построения в плоскости h_{2m} , Δb показаны на рис. 5. Используемая зависимость K_s от K_2 при $\tau = 0,02$ сек показана на рис. 6. На рис. 7 показаны расчетные характеристики $I_{1cp} = f_6(E_{ym})$ и $I_{2cp} = f_5(E_{ym})$ (штриховые линии) и экспериментальные характеристики (сплошные линии).

Указанным способом может быть построено все семейство характеристик вход — выход для различных соотношений r_2/r_1 , кроме тех случаев, когда не выполняется неравенство (23).

2. Построение характеристик при управлении активным сопротивлением

Построение характеристик для этого случая производится аналогично построению для случая управления напряжением в виде полуволн. При управлении сопротивлением переменными будут K_2 и τ_2 , так как эти параметры обратно пропорциональны сопротивлению управления. В выражении для K_2 следует положить

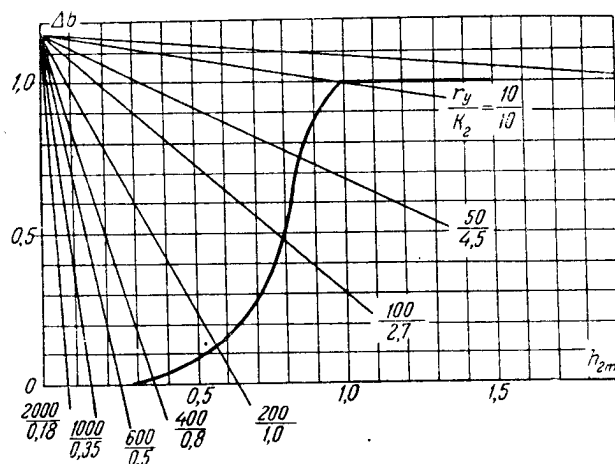


Рис. 8. Кривая $\Delta b = f(h_{2m})$ и прямые семейства $\Delta b = C - D \frac{h_{2m}}{K_s}$ для случая управления сопротивлением.

$E_{ym} = 0$. Для рассматриваемого случая управления были построены кривые зависимостей средних токов в цепях от сопротивления управления для усилителя, имеющего те же параметры, что в случае управления напряжением в виде полуволн. Построение в плоскости h_{2m} , Δb показаны на рис. 8. Характеристики изображены на рис. 9 (штриховые линии), причем здесь же нанесены опытные кривые (сплошные линии). На рис. 6 показан

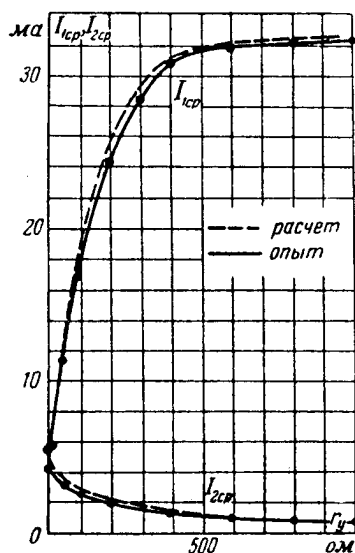


Рис. 9. Расчетные и опытные характеристики усилителя, связывающие средние значения токов в цепях нагрузки и управления с управляющим сопротивлением.

ряд точек для K_2 , относящихся к расчету при управлении сопротивлением (обозначены крестиками). Как видно, они близко лежат к точкам кривой K_2 в функции от K_2 при $\tau_2 = 0,02$ сек.

Коэффициент τ_2 меняется в этих точках от 0,02 сек до 0.

ЛИТЕРАТУРА

1. R. A. Ramey, On the control of magnetic amplifier, Trans. AIEE, 1951, т. 70, р. II, стр. 2124.
2. R. A. Ramey, On the mechanics of magnetic amplifier, Trans. AIEE, 1951, т. 70, р. II, стр. 1214—22.
3. Schilling, Der Spannungssteuerende Transductor, Regelungstechnik, 1955, № 2, стр. 27—52.
4. H. A. Miller, G. E. Hughes, Fast-response magnetic amplifier, Trans. AIEE, 1954, т. 73, I р., стр. 69.

РАЗДЕЛЬНОЕ ИЗМЕРЕНИЕ НЕЧЕТНЫХ И ЧЕТНЫХ ГАРМОНИК НЕСИНУСОИДАЛЬНЫХ КРИВЫХ

Инж. К. Э. Зайдель, канд. техн. наук Г. И. Шарохин

1. Введение

Как известно, в цепях со сталью ввиду нелинейности характеристики $B(H)$ при синусоидальном напряжении появляются несинусоидальные токи и, наоборот, при синусоидальном токе — несинусоидальные напряжения. Из-за симметричности характеристики $B(H)$ относительно начала координат эти несинусоидальные функции будут содержать только нечетные гармоники [Л. 1].

В настоящее время широкое применение получили в электротехнике магнитные усилители, т. е. цепи со сталью, работающие при подмагничивании постоянным, выпрямленным или переменным током.

В этом случае характеристика $B(H)$ становится несимметричной относительно начала координат, в результате чего наряду с нечетными появляются четные гармоники [Л. 2].

До настоящего времени цепи с подмагничиванием недостаточно изучены, в то время как они получили уже широкое применение. Неясность в теоретических вопросах задерживает правильное применение этих устройств.

Известные из литературных источников методы определения характеристик $B(H)$ при подмагничивании исходят из неправильного представления о процессах, происходящих в сердечнике. Обычно связывают последние с основной кривой намагничивания [Л. 3 и 4], тогда как их следует связывать с частными циклами.

Существующие методы экспериментального определения частных циклов связаны с большими затруднениями.

Ввиду того, что подмагничивание вызывает появление четных гармоник, о влиянии подмагничивания можно судить по величине возникающих четных гармоник в составе рабочего тока магнитного усилителя, а также по изменению нечетных гармоник по сравнению с их значениями при отсутствии подмагничивания. Отсюда возникает необходимость раздельного измерения четных и нечетных гармоник.

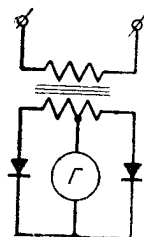


Рис. 1. Двухполупериодный неуправляемый выпрямитель с трансформаторным входом.

Измерение исследуемых величин можно производить непосредственно, а также нулевым или компенсационным методом. В первом случае необходим измеритель, во втором случае — нулевой индикатор [Л. 5], реагирующие только на четные или только на нечетные гармоники.

Из большого количества имеющихся выпрямительных схем в основу возьмем двухполупериодную схему с двумя выпрямителями и трансформаторным входом (рис. 1).

Любую несинусоидальную кривую можно исследовать либо путем измерения ее мгновенных значений, либо путем измерения отдельных ее гармонических составляющих, ли-

бо, наконец, раздельным измерением ее четных и нечетных гармоник.

Рассматривается последний метод, как наиболее подходящий для исследования цепей с подмагничиванием.

2. Измеритель мгновенного значения кривых с нечетными гармониками с двухполупериодным выпрямлением

На рис. 2 изображена принципиальная схема измерителя мгновенного значения кривых с нечетными гармониками с двухполупериодным выпрямлением.

Первичная обмотка катушки взаимной индукции M включается в цепь исследуемого тока i . При помощи переключателя полярности Π один зажим магнитоэлектрического гальванометра G присоединяется к середине вторичной обмотки катушки взаимной индукции M , а ко второму зажиму гальванометра G через контакты управляемых выпрямителей UB_1 и UB_2 подводятся свободные концы вторичной обмотки катушки взаимной индукции M . Обмотки возбуждения управляемых выпрямителей UB_1 и UB_2 , питаемые от фазовращателя ΦB_{12} , соединены последовательно встречно ².

Контакты обоих управляемых выпрямителей UB_1 и UB_2 отрегулированы на отсечку 180° , поэтому во время работы контакты одного управляемого выпрямителя UB_1 замкнуты в течение одной половины периода от t до $t + T/2$, а контакты другого UB_2 замкнуты в течение второй половины периода от $t + T/2$ до $t + T$. На гальванометр G подается разность э. д. с.

$$e^1 = e_t - e_{t+T/2} = \left(-M \frac{di_t}{dt} \right) - \left(-M \frac{di_{t+T/2}}{dt} \right) \quad (1)$$

обеих половин вторичной обмотки катушки взаимной индукции M , обусловленная их противофазным включением к гальванометру G .

¹ На схемах для упрощения изображены механические UB , но могут быть использованы также ламповые или полупроводниковые выпрямители.

² Можно и параллельно встречно.

Показания магнитоэлектрического гальванометра Γ как инерционного прибора будут равны:

$$\alpha^I = \frac{S_{i'}}{T} \int_t^{t+T} \frac{c^I}{r_2} dt = f S_{u'} M \left[- \int_t^{t+T/2} i' dt + \int_{t+T/2}^{t+T} i' dt \right] = f S_{u'} M [-i_{t+T/2} + i_t + i_{t+T} - i_{t+T/2}]. \quad (2)$$

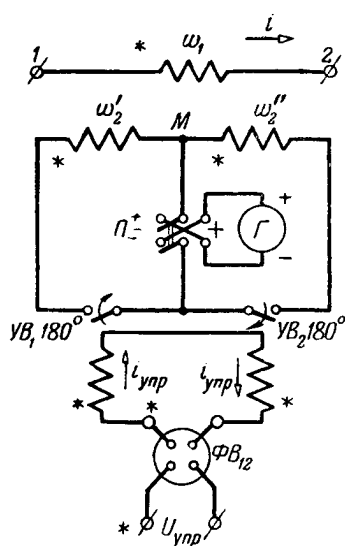


Рис. 2. Принципиальная схема измерителя мгновенного значения кривых с нечетными гармониками с двухполупериодным выпрямлением.

Кривые с четными гармониками определяются выражением

$$f^{II}(t) = f^{II}(t \pm T/2), \quad (3)$$

поэтому показания гальванометра от кривых с четными гармониками будут равны нулю.

Кривые с нечетными гармониками определяются выражением

$$f^I(t) = -f^I(t \pm T/2), \quad (4)$$

поэтому показания гальванометра будут пропорциональны мгновенным значениям кривой с нечетными гармониками

$$\alpha^I = 4f S_{u'} M i^I. \quad (5)$$

Необходимо заметить, что в соответствии с симметричностью кривой с нечетными гармониками показания гальванометра копируют кривую с нечетными гармониками в

пределах полупериода поворота фазовращателя (от α_0 до $\alpha_0 + 180^\circ$). При повороте фазовращателя в пределах его второго полупериода (от $\alpha_0 + 180^\circ$ до $\alpha_0 + 360^\circ$) показания гальванометра повторяются.

Если в схеме рис. 2 вместо обмоток катушки взаимной индукции M включить намагничивающую w_1 и вторичные обмотки w_2' и w_2'' , наложенные на испытуемый образец из ферромагнитного материала, то показания гальванометра Γ будут пропорциональны мгновенным значениям нечетных гармоник индукции в испытуемом образце:

$$\alpha^I = 4f S_{u'} w_2 S B_t^I. \quad (6)$$

Общеизвестная формула

$$U_{cp} = 4f w_2 S B_{\max}$$

является частным случаем более общей формулы (6), когда измеряется амплитуда индукции B_{\max} по максимальному среднему значению гальванометра:

$$\alpha_{\max}^1 / S_{u'} = U_{cr}^1. \quad (7)$$

3. Измеритель мгновенного значения кривых с четными гармониками с однополупериодным выпрямлением

На рис. 3 изображена принципиальная схема измерителя мгновенного значения кривых с четными гармониками с однополупериодным выпрямлением.

Первичная обмотка катушки взаимной индукции M включается в цепь исследуемого тока i . Начала двух одинаковых вторичных обмоток катушки M включены между собой непосредственно, а концы их включены между собой через контакты управляемых выпрямителей UB_1 и UB_2 .

При помощи переключателя полярности P_{\pm} один зажим магнитоэлектрического гальванометра G присоединяется к началу вторичных обмоток катушки взаимной индукции M , а второй зажим гальванометра G через контакты управляемого выпрямителя UB соединяется с концами вторичных обмоток катушки взаимной индукции M . Обмотки возбуждения управляемых выпрямителей UB_1 и UB_2 , питаемые от опорного напряжения U_{ynp} через фазовращатель ΦB_{12} , соединены встречно. Обмотка возбуждения выпрямителя UB питается от фазовращателя ΦB . Контакты UB отрегулированы на отсечку 90° .

Контакты обоих управляемых выпрямителей UB_1 и UB_2 отрегулированы на отсечку 180° , поэтому во время работы контакты одного выпрямителя UB_1 замкнуты в течение одной половины периода от t до $t + T/2$, а контакты другого управляемого выпрямителя UB_2 замкнуты в течение второй половины периода от $t + T/2$ до $t + T$.

Ввиду того, что вторичные обмотки катушки взаимной индукции M по отношению к гальванометру включены согласно, на гальванометр G подается сумма э. д. с. вторичных обмоток катушки M :

$$e^{\text{II}} = e_t + e_{t+T/2} = \left(-M \frac{di_t}{dt} \right) + \left(-M \frac{di_{t+T/2}}{dt} \right). \quad (8)$$

Согласно определениям (3) и (4) сумма э. д. с. e содержит только четные гармоники.

Показания магнитоэлектрического гальванометра G как инерционного прибора при отсечке 90° управляемого выпрямителя UB будут равны

$$\begin{aligned} \alpha^{\text{II}} &= \frac{S_{i'}}{T} \int_t^{t+T} \frac{e^{\text{II}}}{r_2} dt = f S_{u'} M \left[- \int_t^{t+T/4} i' dt - \int_{t+T/2}^{t+3T/4} i' dt \right] = \\ &= f S_{u'} M [-i_{t+T/4} + i_t - i_{t+3T/4} + i_{t+T/2}]. \end{aligned} \quad (9)$$

Кривые с четными гармониками определяются выражением

$$f^{\text{II}}(t) = -f^{\text{II}}(t \pm T/4), \quad (10)$$

поэтому показания гальванометра I будут пропорциональны мгновенным значениям кривой с четными гармониками

$$a^{\text{II}} = 4fS_{\text{II}}Mi^{\text{II}}. \quad (11)$$

Необходимо заметить, что в соответствии с симметричностью кривой с четными гармониками показания гальванометра Γ при однополупериодном выпрямлении копируют кривую с четными гармониками в пределах четверти периода поворота фазовращателя

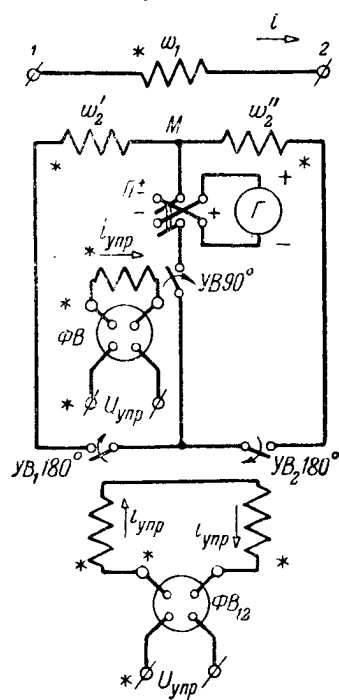


Рис. 3. Принципиальная схема измерителя мгновенного значения кривых с четными гармониками с однополупериодным выпрямлением.

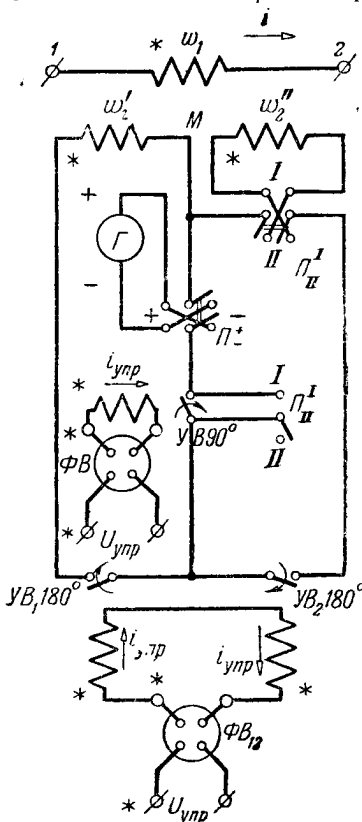


Рис. 4. Принципиальная схема измерителя мгновенного значения кривых с четными и нечетными гармониками.

(от α_0 до $\alpha_0 + 90^\circ$). При дальнейшем повороте фазовращателя ΦB показания гальванометра G будут повторяться с обратным знаком.

Если в схеме рис. 3 вместо обмоток катушки взаимной индукции M включить намагничивающую обмотку w_1 и вторичные

обмотки ω'_2 и ω''_2 , наложенные на испытуемый образец из ферромагнитного материала, то показания гальванометра G будут пропорциональны мгновенным значениям четных гармоник индукции в испытуемом образце:

$$\alpha_{II} = 4fS_u, \omega_2 SB_{II}^{II}. \quad (12)$$

С целью уменьшения погрешностей при измерении кривой с четными и нечетными гармониками обе схемы рис. 2 и 3 можно объединить в общую схему рис. 4.

Схема рис. 4 при переключателе Π_{II}^I в положении I превращается в схему рис. 2, а в положении II — в схему рис. 3.

Обмотки возбуждения управляемых выпрямителей UB , UB_1 и UB_2 можно питать от одного фазовращателя ΦB .

Для измерений при переменной частоте управляемые выпрямители и фазовращатель должны быть частотно независимы в определенном диапазоне частот.

4. Нулевые индикаторы, отдельно реагирующие на четные и нечетные гармоники

Если в схемах рис. 2, 3 и 4 катушку индуктивности M заменить трансформатором, первичная обмотка которого включается к тем зажимам исследуемой схемы, к которым присоединяется нуль-индикатор, то эти схемы превращаются в схемы нулевых индикаторов, отдельно реагирующих на нечетные и четные гармоники тока, согласно выражениям (3), (4) и (10). Этот трансформатор, помимо своего основного назначения, может выполнять роль согласующего трансформатора.

Замена в выпрямительных схемах неуправляемых выпрямителей управляемыми дает новый класс частотно чувствительных схем.

ЛИТЕРАТУРА

1. „Электрические измерения“. Под ред. А. В. Фремке, ГЭИ, 1954.
2. F. Byrne, Discussion on a survey of metering practice on the British grid system, Proc. Inst. El. Engrs, т. 96, II, 1949, № 50.
3. М. А. Розенблат, Магнитные усилители, ГЭИ, 1949.
4. Л. А. Бессонов, Электрические цепи со сталью, ГЭИ, 1948.
5. К. Б. Карандеев, Полупроводниковые выпрямители в измерительной технике, Изд. АН УССР, Киев, 1954.

СИСТЕМЫ УСЛОВНО ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ И ВЕКТОРНЫЕ ДИАГРАММЫ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ МАШИН

Канд. техн. наук В. В. Коген-Далин

1. Введение

В настоящее время существует резкий разрыв между методами анализа процессов в электрических цепях переменного синусоидального тока в курсах электрических машин и теоретических основ электротехники.

В теоретической электротехнике введена система условно положительных направлений э. д. с., токов и напряжений в электрических цепях; при рассмотрении магнитных цепей правилом правого винта связываются условно положительные направления намагничивающих сил обмоток и магнитных линий. Вследствие этого образуется однозначная связь между стрелками условно положительных направлений различных величин на расчетных схемах, формой записи уравнений электрического и магнитного состояния и векторной диаграммой.

В учебных курсах электрических машин часто опускаются стрелки положительных напряжений и э. д. с., в результате чего возникает возможность произвольной записи уравнений или произвольного построения векторных диаграмм. Как будет показано ниже, такое положение приводит к образованию ряда методических противоречий внутри курса. Иногда векторные диаграммы не только не помогают вскрыть физическую сущность процессов, происходящих в машине, но даже затемняют существо дела.

Назрел вопрос о введении в курс электрических машин единой системы условно положительных направлений, способствующей составлению единых по форме уравнений электрического и магнитного состояния для всех основных типов машин и аппаратов.

2. Анализ принятых схем замещения, уравнений состояния и векторных диаграмм электрических машин

а) Машины постоянного тока. Уравнение электрического состояния якорной цепи генератора постоянного тока записывается в форме

$$E = U + IR, \quad (1)$$

где E — э. д. с., создаваемая в обмотке якоря в результате вращения относительно главного магнитного поля машины.

Этому уравнению соответствует схема замещения рис. 1,а.

Если машина включена на параллельную работу с системой, то можно отдельно показать напряжение на зажимах генератора U_g и на зажимах системы U_c . Очевидно, что стрелки этих напряжений должны иметь *одинаковое направление*: от точек более

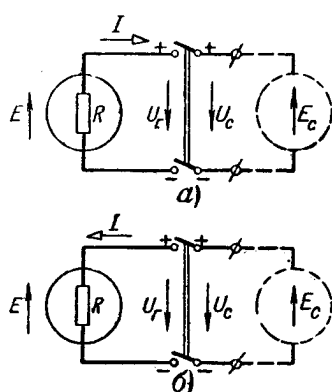


Рис. 1. Схемы замещения машины постоянного тока в режимах генератора и двигателя.

высокого потенциала к точкам более низкого потенциала, т. е. от «+» к «—». Ток в якорной цепи совпадает по направлению с э. д. с. E , что является характерной особенностью генераторного режима. Электромагнитная мощность генератора $P_{эм} = IE > 0$.

Перевод в режим двигателя при условии постоянства скорости якоря можно осуществить понижением э. д. с. машины. При $E < U_c$ ток I , рассчитанный по формуле (1), получается отрицательным, т. е. он изменяет направление по отношению к принятому на схеме рис. 1,а. Электромагнитная мощность равна $P_{эм} = IE < 0$, т. е. машина потребляет энергию из сети. Поэтому считается целесообразным изменить направление стрелки тока на схеме замещения (рис. 1,б); тогда уравнение якорной цепи должно записываться в виде:

$$U = E + IR. \quad (2)$$

Ток двигателя, рассчитанный по этой формуле, имеет положительное значение, т. е. электромагнитная мощность, забираемая машиной из системы, $P_{эм} = IE > 0$. Характерной особенностью режима двигателя при $P_{эм} > 0$ является направление тока навстречу э. д. с. машины.

Очевидно, что стрелки напряжения на зажимах машины и на зажимах сети при изменении режима работы этой машины не могут изменять своего направления, ибо полярность зажимов постоянна. Поскольку направление вращения якоря сохраняется неизменным, направление стрелки э. д. с. E на схеме также сохраняется. Подобная концепция, являющаяся выражением принципа обратимости, проводится во всех курсах электрических машин. Можно лишь пожалеть о том, что схемы замещения якорной цепи машин редко изображаются, а на схемах включения машин, как правило, не показываются стрелки напряжений, токов и э. д. с. машины (рис. 5, 41 и др. [Л 2]; рис. 10, 1 и др.

[Л. 1]; рис. 139 [Л. 3]). Лишь в специальных параграфах, посвященных принципу обратимости, появляются все необходимые для анализа стрелки положительных направлений [Л. 1, 3].

б) *Трансформаторы.* Анализ работы трансформатора производится первоначально на основе схематического изображения устройства однофазного трансформатора (рис. 2, а). В [Л. 1—5] дается различное оформление этого рисунка, но сущность его сохраняется неизменной. На схемах обмоток показываются лишь

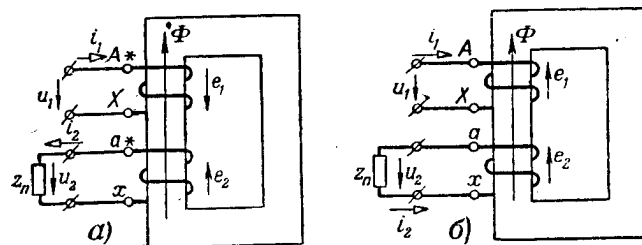


Рис. 2. Схематические изображения устройства трансформатора.

направления токов в первичном и вторичном контурах, однако записываемые одинаково во всех курсах уравнения электрического состояния

$$\left. \begin{aligned} \dot{U}_1 &= -\dot{E}_1 + \dot{I}_1 Z_1, \\ \dot{E}_2 &= \dot{I}_2 (Z_2 + Z_n) \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

позволяют расставить стрелки э. д. с. в обмотках и напряжений на их выходных зажимах, как это сделано на рис. 2, а.

Направление магнитных линий потока связано правилом правого винта лишь с э. д. с. e_1 . Как показывается в [Л. 5], при выбранном направлении э. д. с. e_2 от конца обмотки к началу

$$e_2 = + \frac{d\Phi}{dt} \omega_2, \quad (4)$$

т. е. вектор \dot{E}_2 опережает вектор потока $\dot{\Phi}$, что не делается на векторных диаграммах трансформаторов. Вторичная обмотка трансформатора является источником питания по отношению к нагрузке, включенной на ее зажимы. Поэтому следует считать целесообразными принятую систему стрелок во вторичном контуре и соответствующее ей уравнение Кирхгофа. Первичная обмотка должна рассматриваться как приемник энергии по отношению к питающей сети, но э. д. с. e_1 направляется согласно с током, что противоречит принятой ранее системе стрелок, которая используется в теории машин постоянного тока.

При составлении уравнения магнитного состояния используется эскиз сечения обмоток трансформатора (рис. 17,1 [Л. 1]; рис. 2-13 [Л. 2]), либо показываются направления токов в обмотках (рис. 276 [Л. 3]). Согласно всем этим рисункам положительные направления намагничивающих сил первичной и вто-

ричной обмоток выбраны противоположными (рис. 3); в то же время результирующая намагничивающая сила в режиме нагрузки \dot{F}_H определяется всюду по формуле

$$\dot{F}_H = \dot{I}_1 \omega_1 + \dot{I}_2 \omega_2, \quad (5)$$

что не соответствует выбранным направлениям намагничивающих сил $\dot{I}_1 \omega_1$ и $\dot{I}_2 \omega_2$. При анализе групп соединения трехфазных трансформаторов строятся топографические векторные диаграммы, которым по существу соответствует выбор одинаковых направлений э. д. с. в обмотках высшего и низшего напряжения относительно одноименных зажимов (рис. 4 и 2,б). Такая система отличается от принятой ранее для однофазных трансформаторов (рис. 2,а).

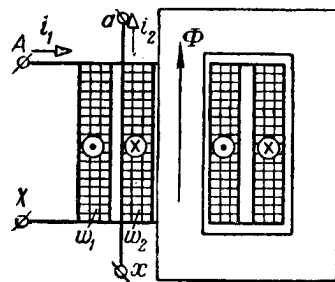


Рис. 3. Разрез обмоток трансформатора.

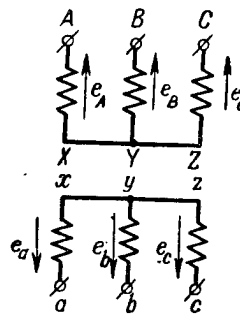


Рис. 4. Схема обмоток трехфазного трансформатора.

Прямое указание на это положение мы находим лишь в [Л. 6].

На схемах автотрансформаторов снова указываются лишь направления токов в обмотках, однако принятые уравнения электрического состояния позволяют дополнить схему всеми необходимыми стрелками (рис. 5, а). Здесь становится особенно заметной нецелесообразность выбранных направлений э. д. с. в различных частях обмотки; например, согласно схеме

$$e_1 = e_3 - e_2. \quad (6)$$

В [Л. 2], где на схеме рис. 2-53 ясно видно, что ток общей части обмотки \dot{I}_{12} равен разности токов $\dot{I}_1 - \dot{I}_2$, почему-то записывается уравнение

$$\dot{I}_{12} = \dot{I}_1 + \dot{I}_2. \quad (7)$$

Уравнение связи между действительной и приведенной величинами э. д. с. вторичного контура записывается в курсах

$$\dot{E}'_2 = \dot{E}_1 = \dot{E}_2 \frac{\omega_1}{\omega_2}, \quad (8)$$

что противоречит принятым ранее положительным направлениям э. д. с. (рис. 2,а).

Для того чтобы избежать этого противоречия, авторы не указывают на схеме замещения э. д. с. \dot{E}_1 и \dot{E}_2' (рис. 2-17 [Л. 2]), либо дают двустороннюю стрелку, взятую из курсов черчения (рис. 285 [Л. 3] и рис. 17-5 [Л. 1]).

Около стрелки приведенного тока вторичного контура ставится обозначение „ $-\dot{I}_2'$ “ (рис. 6); это означает, по существу,

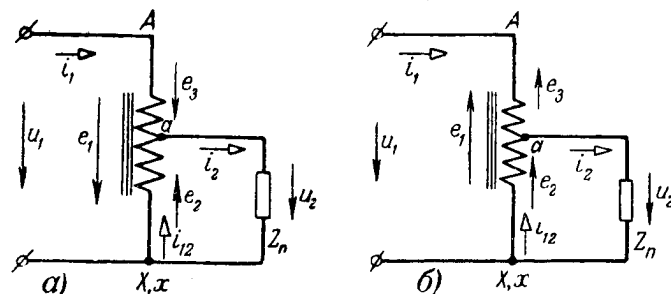


Рис. 5. Схема автотрансформатора.

условно положительное направление тока \dot{I}_2' , обратное по отношению к току \dot{I}_2 , т. е. ток \dot{I}_2' направляется навстречу э. д. с. \dot{E}_2' , что противоречит изображаемой при этом векторной диаграмме приведенных величин и принятому условию

$$\dot{I}_2' = \dot{I}_2 \omega_2 / \omega_1. \quad (9)$$

в) Асинхронные машины. Введение понятия эквивалентного,

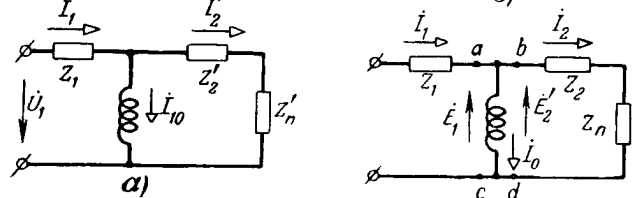


Рис. 6. Расчетные схемы замещения трансформатора.

неподвижного в пространстве ротора позволяет совместить векторные диаграммы статорной и роторной цепей. Векторная диаграмма асинхронной машины оказывается при этом подобной диаграмме трансформатора, на вторичные зажимы которого включено активное сопротивление $\frac{1-s}{s} r_2$. Уравнение намагничивающих сил, так же как и для трансформатора, записывается в виде:

$$\dot{F}_1 + \dot{F}_2 = \dot{F}_{10}, \quad (10)$$

хотя направление действия намагничивающих сил фаз статорной и роторной обмоток выбраны противоположными (рис. 3-31 [Л. 2] и рис. 39,3 [Л. 1]).

Составленная на основе векторной диаграммы статорной цепи двигателя система положительных направлений (рис. 7,а)

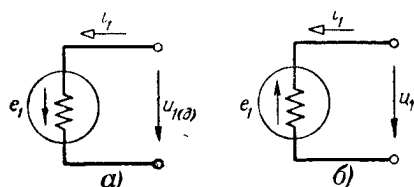


Рис. 7. Схема статорной цепи асинхронного двигателя и системы стрелок положительных направлений.

имеет тот же вид, что и для первичной обмотки трансформатора. Электродвижущая сила e_1 , создаваемая вращающимся относительно статора (якоря) магнитным полем, направлена согласно с током, что противоречит расположению стрелок, принятому в двигателях постоянного тока (рис. 1,б).

Электромагнитная мощность первичной обмотки $P_{эм} = E_1 I_1 \cos \psi_1 < 0$ ($\psi_1 > 90^\circ$), что находится в противоречии с энергетической диаграммой асинхронного двигателя, в которой $P_1 > 0$.

Векторная диаграмма статорной цепи асинхронного генератора, включенного на сеть, строится в учебниках по-разному.

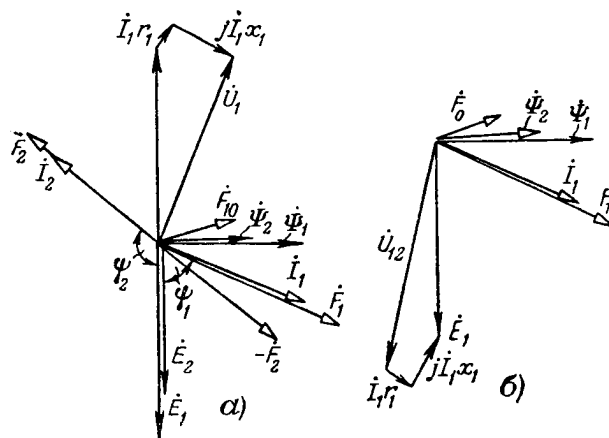


Рис. 8. Векторные диаграммы асинхронного генератора.

В [Л. 1] эта диаграмма имеет вид, показанный на рис. 8,а, и ей соответствует система стрелок на схеме замещения рис. 9,а. Стрелки условно положительных направлений оказываются расставленными точно так же, как и у первичной обмотки трансформатора. В [Л. 2] диаграмма построена иначе (рис. 8,б), и ей соответствует схема замещения рис. 9,б. Здесь машина показана

как генератор, и ее уравнение электрического состояния записывается:

$$\dot{E}_1 = \dot{U}_{1(c)} + I_1 Z_1. \quad (11)$$

Однако, сравнивая рис. 7,а и 9,б, мы обнаруживаем, что различие принятых направлений электрических величин заключается в изменении направления стрелки напряжения на зажимах машины ($U_{1(c)} = -U_{1(a)}$); об этом же свидетельствуют векторная диаграмма рис. 3-39 [Л. 2] и схема замещения рис. 3-40 [Л. 2].

Поскольку машина в обоих режимах работает параллельно с одной и той же системой, такой поворот стрелки \dot{U}_1 ничем не оправдан. Поэтому на схеме рис. 3-40 автор вынужден был ука-

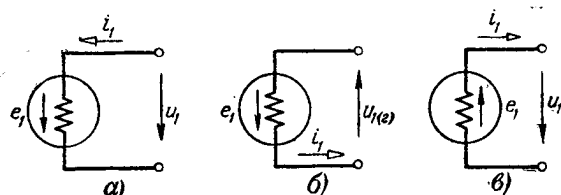


Рис. 9. Схема асинхронного генератора и системы стрелок положительных направлений.

зать еще одно напряжение (но уже двойной стрелкой) — напряжение на зажимах сопротивления, являющегося потребителем энергии.

г) *Синхронные машины.* При рассмотрении параллельной работы синхронного (неявнополюсного) генератора с системой бесконечно большой мощности (или параллельной работы двух генераторов) изображаются векторные диаграммы рис. 10,а (рис. 4-63 [Л. 2]; рис. 34,18 [Л. 1]; рис. 460 [Л. 3]). Этой диаграмме соответствуют схема замещения рис. 11,а и уравнение электрического состояния якорной цепи

$$\dot{U}_c = -\dot{E}_0 + j\dot{I}_1 x_c, \quad (12)$$

снова повторяющее уравнение первичной обмотки трансформатора. Неудачен также выбор положительных направлений э. д. с. двух генераторов, работающих параллельно. Стрелки напряжения на зажимах генераторов направлены в разные стороны, хотя по существу они характеризуют переменную разность потенциалов между одними и теми же зажимами. Токи в нагрузке, определяемые действием э. д. с. E_0 и E_c , направлены в различные стороны. Таким образом, принятая фактически в литературе система условно положительных направлений оказывается весьма ненаглядной.

Согласно рис. 11,а генератор должен включаться на параллельную работу в тот момент, когда векторы напряжений \dot{U}_c и \dot{U} (или \dot{E}_c и \dot{E}) находятся в противофазе; это подтверждается рис. 34,4 [Л. 1]. Однако здесь же, на рис. 34,6, дается диаграмма э. д. с. с рекомендациями о включении машины при совпадении векторов \dot{E}_c и \dot{E}_0 . Подобный совет дается относительно векторов напряжений в [Л. 2] (рис. 4-59) и в [Л. 3] (рис. 455).

Переход синхронной машины в режим двигателя сопровождается

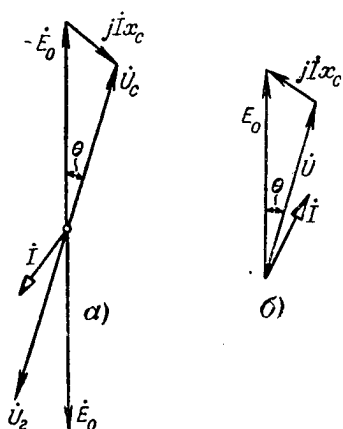


Рис. 10. Упрощенная векторная диаграмма неявнополюсного синхронного генератора.

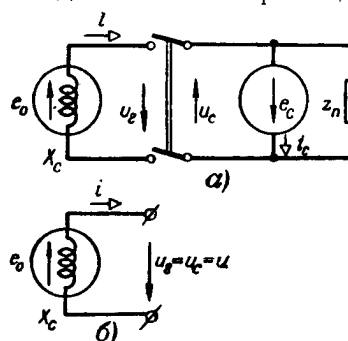


Рис. 11. Схема замещения статорной цепи синхронного генератора, работающего параллельно с системой.

построением векторной диаграммы рис. 12,а, которой соответствует схема замещения рис. 13,а. Уравнение электрического состояния цепи якоря остается неизменным:

$$\dot{U}_c = -\dot{E}_0 + j\dot{I}x_c. \quad (13)$$

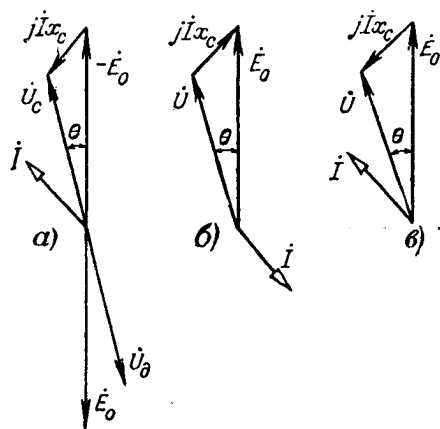


Рис. 12. Векторная диаграмма синхронного двигателя.

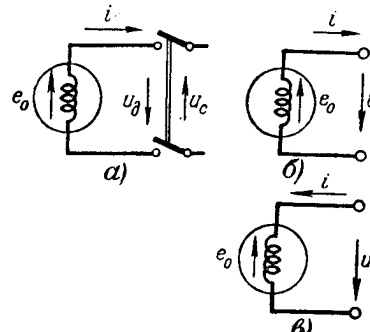


Рис. 13. Схема замещения статорной цепи синхронного двигателя.

Кажется совершенно необоснованным стремление авторов к подобной унификации, т. е. приведение по существу уравнения якорной цепи к уравнению первичной обмотки трансформатора.

д) *Заключение.* Проведенный анализ показывает необходимость введения системы условно положительных направлений э. д. с., напряжений и токов, которая внесла бы физическую ясность в составляемые уравнения состояния или схемы замещения, а также сведения в единую цепочку схем замещения якорных обмоток машин, с одной стороны, и схемы замещения обмоток трансформатора, — с другой.

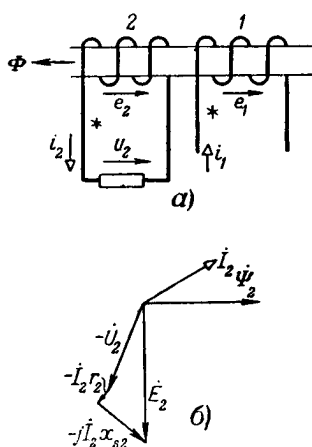


Рис. 14. Возможная система условно положительных направлений.

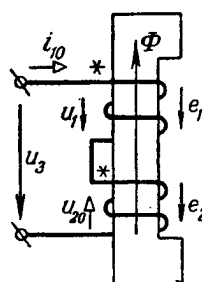


Рис. 15. Система условно положительных направлений рис. 14, примененная в схеме автотрансформатора.

В первую очередь необходимо ввести одинаковые направления э. д. с. e_1 и e_2 в обмотках трансформатора. Однако при сохранении старого направления напряжения на зажимах обмоток и, следовательно, старого направления токов в них (рис. 14,а) уравнение электрического состояния вторичного контура получает вид:

$$\dot{E}_2 = -\dot{U}_2 - \dot{I}_2 Z_2. \quad (14)$$

Такая запись имела бы необычный вид, поскольку вторичная обмотка является источником э. д. с., а векторная диаграмма получилась бы весьма ненаглядной (рис. 14,б).

Одновременное изменение направления э. д. с. e_2 , тока i_2 и напряжения u_2 также было бы неудачно. Например, в режиме автотрансформатора (рис. 15) мы вынуждены были бы записать уравнение напряжений на отдельных частях обмотки следующим образом:

$$u_3 = u_1 - u_{20}. \quad (15)$$

Наиболее методически оправданным выходом из положения представляется путь изменения условного направления э. д. с.

e_1 в первичной обмотке, что приводит к необходимости изменения записи в формуле, связывающей эту э. д. с. и рабочий поток:

$$e_1 = + \frac{d\Phi}{dt} \omega_1. \quad (16)$$

Аналогично

$$e_2 = + \frac{d\Phi}{dt} \omega_2. \quad (17)$$

3. Единая система условно положительных направлений и векторные диаграммы электрических машин

а) *Трансформаторы.* Предлагаемая система условно положительных направлений э. д. с., напряжений и токов показана на схеме рис. 2,б. Первичная обмотка трансформатора является активным приемником энергии, и э. д. с. e_1 направлена навстречу току. Вторичная, «генераторная», обмотка имеет принятые в настоящее время направления э. д. с. e_2 и тока i_2 . Уравнения электрического состояния записываются:

$$\left. \begin{aligned} \dot{U}_1 &= \dot{E}_1 + \dot{I}_1 Z_1, \\ \dot{E}_2 &= \dot{U}_2 + \dot{I}_2 Z_2. \end{aligned} \right\} \quad (18)$$

Уравнение равновесия намагничивающих сил имеет вид, соответствующий выбранным направлениям намагничивающих сил (рис. 3):

$$\dot{I}_1 \omega_1 - \dot{I}_2 \omega_2 = \dot{I}_0 \omega_1. \quad (18')$$

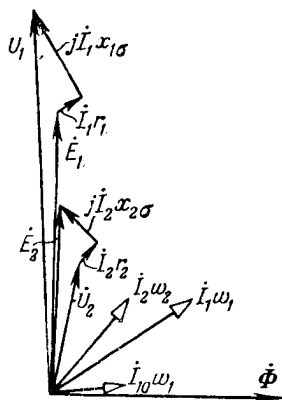


Рис. 16. Векторная диаграмма трансформатора при новой системе условно положительных направлений.

Полная векторная диаграмма трансформатора изображена на рис. 16.

Электрическое объединение первичной и вторичной обмоток трансформатора сопровождается следующими преобразованиями электрических величин вторичного контура:

$$\dot{I}'_2 = \dot{I}_2 \frac{\omega_2}{\omega_1}; \quad \dot{E}'_2 = \dot{E}_1 = \dot{E}_2 \frac{\omega_1}{\omega_2},$$

которые полностью соответствуют стрелкам положительных направлений e_1 и e'_2 , i_2 и i'_2 . Схемы замещения до приведения и после него показываются на рис. 6,б.

Ток \dot{I}_{12} в смежной ветви двух контуров связан с токами \dot{I}_1 и \dot{I}'_2 соотношением

$$\dot{I}_1 = \dot{I}_{12} + \dot{I}'_2. \quad (19)$$

Из уравнения (18') после преобразования получаем:

$$\dot{I}_1 = \dot{I}_{10} + \dot{I}'_2; \quad \dot{I}'_2 = \dot{I}_2 \frac{\omega_2}{\omega_1}.$$

Следовательно,

$$\dot{I}_{12} = \dot{I}_{10}.$$

На рис. 5, б изображена схема автотрансформатора со всеми стрелками э. д. с., токов и напряжений. Для этой схемы можно составить следующую систему уравнений:

$$\dot{U}_1 = \dot{U}_2 + \dot{E}_3 + \dot{I}_1 Z_1, \quad (20)$$

$$\dot{E}_2 = \dot{I}_{12} Z_2 + \dot{U}_2, \quad (21)$$

$$\dot{I}_{12} + \dot{I}_1 - \dot{I}_2 = 0, \quad (22)$$

$$\dot{E}_1 = \dot{E}_2 + \dot{E}_3, \quad (23)$$

$$\dot{I}_1 (\omega_1 - \omega_2) - \dot{I}_{12} \omega_2 = \dot{I}_{10} \omega_1. \quad (24)$$

На основании этих уравнений построена полная векторная диаграмма автотрансформатора (рис. 17). Как иллюстрация широких возможностей предлагаемой системы на рис. 18 построена диаграмма вольтодобавочного трансформатора, схема которого изображена на рис. 19.

Уравнения равновесия этой схемы имеют вид:

$$\dot{U}_2 = \dot{U}_1 + \dot{E}_{12} - \dot{I} Z_{12},$$

$$\dot{E}_{11} = \dot{E}_{12} - \dot{I}_2 (Z_{12} + Z_{11}),$$

$$\dot{U}_1 = \dot{E}_{11} + \dot{I}_1 Z_{11},$$

$$\dot{I} \omega_{12} \approx \dot{I}_2 \omega_{11},$$

$$\dot{I}_1 \omega_{11} - \dot{I}_2 \omega_{12} = \dot{I}_{10} \omega_{11},$$

$$\dot{I}_{cm} = \dot{I} + \dot{I}_1.$$

б) *Асинхронные машины.* Векторная диаграмма асинхронного двигателя принципиально не отличается от диаграммы трансформатора (рис. 20). Ей соответствует схема замещения статорной цепи, показанная на рис. 7, б. Так же как и у двигателя постоянного тока, стрелка э. д. с. e_1 направлена навстречу току. Электромагнитная мощность равна:

$$P_{эм} = E_1 I_1 \cos \psi_1 > 0 \quad (\psi_1 < 90^\circ),$$

ибо машина рассматривается как потребитель энергии.

Уравнение намагничивающих сил имеет вид:

$$\dot{F}_1 - \dot{F}_2 = \dot{F}_{10}. \quad (25)$$

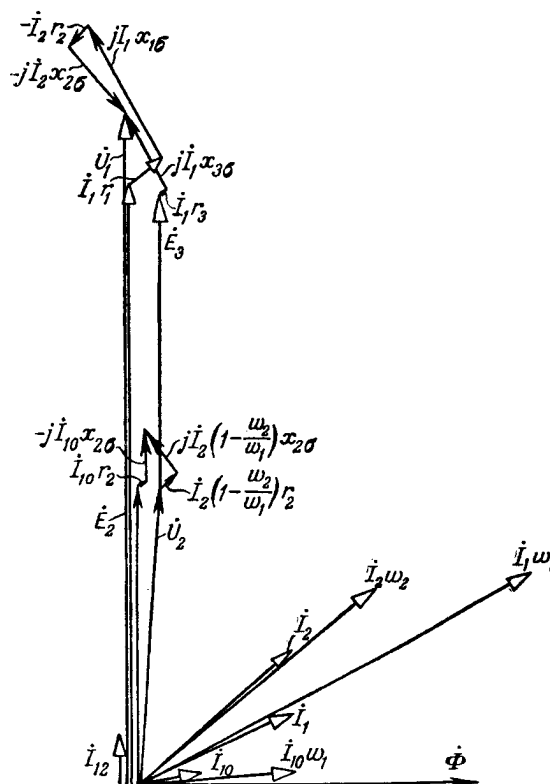


Рис. 17. Векторная диаграмма автотрансформатора при новой системе условно положительных направлений.
 $\omega_1 = 2\omega_2$; $x_{1\sigma} = 2x_{2\sigma}$; $r_1 = 2r_2$; $Z_n = 5x_{2\sigma}$; $\varphi_n = 40^\circ$.

Уравнение электрического состояния статорной обмотки должно быть записано:

$$\dot{U} = \dot{E}_1 + \dot{I}_1 Z_1. \quad (26)$$

При переводе в генераторный режим машины, подключенной к шинам системы, активная „нагрузка“ в эквивалентной схеме замещения ее $\frac{1-s}{s} r_2 < 0$. Появлению в цепи отрицательного активного сопротивления соответствует изменение знака активной составляющей тока \dot{I}_1 . Векторная диаграмма машины, которая продолжает рассматриваться как приемник энергии, получает вид, показанный на рис. 21, а. Однако целесообразно изменить положительные направления токов \dot{I}_1 и \dot{I}_2 , рассматривая машину как генератор (рис. 9, в).

При этом уравнение статорной цепи также изменяется:

$$\dot{E}_1 = \dot{U}_1 + \dot{I}_1 Z_1; \quad (26a)$$

по форме оно тождественно уравнению якорной цепи генератора постоянного тока.

Новое уравнение намагничивающих сил записывается в соответствии с изменением положительных направлений токов \dot{I}_1 и \dot{I}_2 :

$$\dot{F}_2 - \dot{F}_1 = \dot{F}_{10}. \quad (25')$$

Полная векторная диаграмма асинхронного генератора изображена на рис. 21,2.

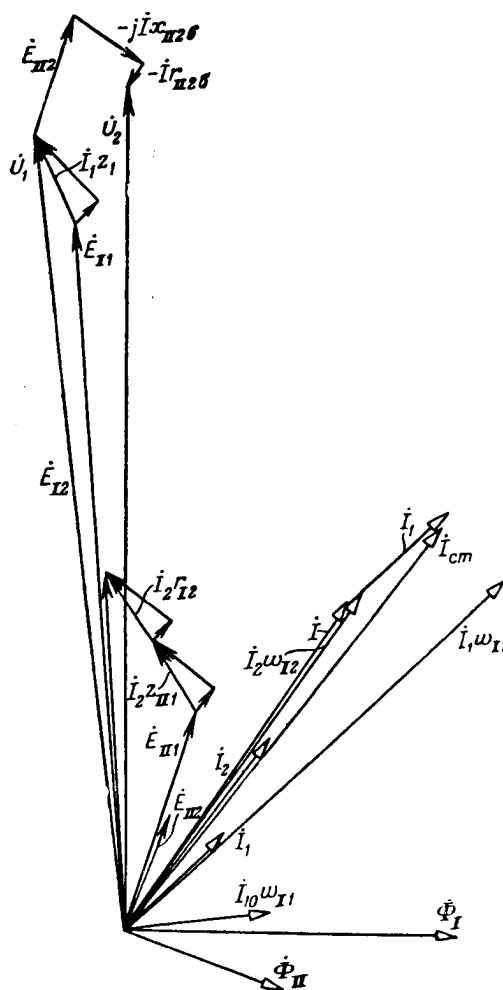


Рис. 18. Векторная диаграмма вольтодобавочного трансформаторного устройства.

$$\omega_{II} = 2\omega_{12}; \omega_{II} = 2\omega_{11}; Z_{II} = 2Z_{12}; Z_{II} = 2Z_{11}; \dot{U}_1 \dot{I}_1 = \dot{U}_2 \dot{I}_2; \omega_{12} = \omega_{11}.$$

в) *Синхронные машины.* Основным режимом работы синхронной машины принято считать генераторный, когда машина перевозбуждена. Схема замещения статорной цепи и векторная диаграмма показаны на рис. 11,б и 10,б. Уравнение электрического состояния вновь имеет нормальный вид:

$$\dot{E}_0 = \dot{U}_1 + j\dot{I}X_c. \quad (27)$$

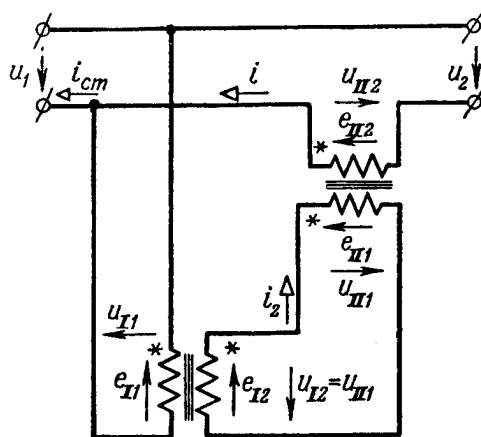


Рис. 19. Схема вольтодобавочного устройства.

Включение машины на параллельную работу с системой осуществляется в момент совпадения векторов \dot{U}_c и \dot{U} , или \dot{E}_c и \dot{E} , т. е. в момент равенства потенциалов на контактах коммутационного устройства.

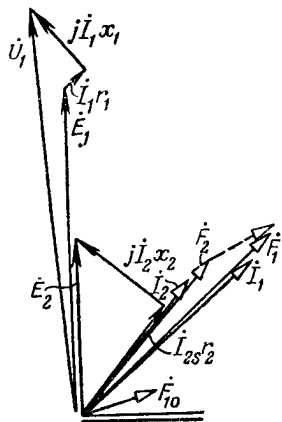


Рис. 20. Векторные диаграммы асинхронного двигателя при новой системе условно положительных направлений.

При переводе машины в режим двигателя, если машина продолжает рассматриваться как генератор и анализ производится с помощью схемы замещения рис. 13,б, мы получаем векторную диаграмму с отрицательной активной составляющей тока I (рис. 12,б).

Изменяя направление тока I на схеме замещения (рис. 13,в) и рассматривая машину как приемник энергии, приходим к нормальной векторной диаграмме активного двухполюсника (рис. 12,в).

Выводы

1. Проведенный анализ материалов учебных курсов по электрическим машинам показывает отсутствие согласованности между векторными диаграммами и уравнениями электрического и магнитного состояния.

2. Предлагается новая единая система условно положительных направлений, которая отличается от фактически принятой в литературе тем, что изменено условно положительное направление э. д. с. в первичной обмотке трансформатора и статорной обмотке асинхронной машины. На основе этой системы построена серия векторных диаграмм, объединенных между собой общностью идеи об электрическом режиме работы как важ-

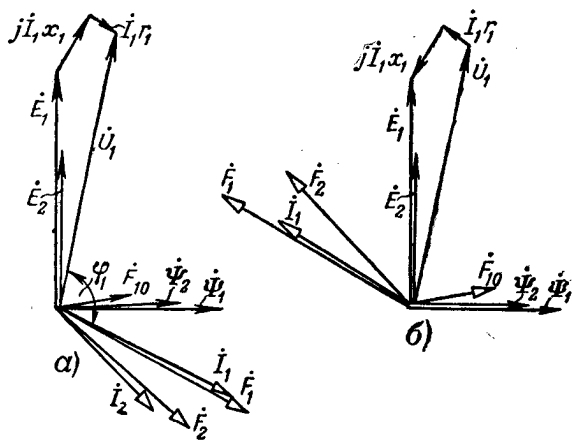


Рис. 21. Векторная диаграмма асинхронного генератора при новой системе условно положительных направлений.

нейшей характеристике машины. Направления стрелок положительных направлений э. д. с. токов и напряжений одинаковы для всех типов электрических машин.

ЛИТЕРАТУРА

1. Л. М. Пиотровский, Электрические машины, ГЭИ, 1950.
2. П. С. Сергеев, Электрические машины, ГЭИ, 1955.
3. М. П. Костенко, Электрические машины. Часть общая, ГЭИ, 1944.
4. Г. Н. Петров, Электрические машины, ГЭИ, 1940.
5. Г. В. Зевеке, П. А. Ионкин, Основы электротехники, ч. 1, ГЭИ, 1955.
6. Н. И. Булгаков, Группы соединения трехфазных трансформаторов, ГЭИ, 1955.
7. Физические основы электротехники. Под ред. К. М. Поливанова, ГЭИ, 1954.
8. К. А. Круг, Основы электротехники, ОНТИ, 1934.
9. W. Boast, Основы теории электрических и магнитных цепей, Е. и. М., 1955, № 4.
10. Р. Büning, К вопросу обозначения направления и знака электрических величин, Е. и. М., 1954, № 15/16.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕРАТОРОВ ДИЭЛЕКТРИЧЕСКОГО НАГРЕВА

Канд. техн. наук Б. Я. Жуховицкий

Токи высоких частот применяются для нагрева и сушки самых различных материалов. Опыты по нагреву и сушке токами высокой частоты после войны начали ставиться при склейке древесины, прессовке пластмасс, вулканизации каучука, при изготовлении электроизоляционных материалов, сваривании термопластических пленок и стекла, сушке шерсти и искусственного шелка, консервировании и размораживании пищевых продуктов и т. д.

Постановка этих опытов объясняется рядом преимуществ нагрева и сушки в электрическом поле, а именно:

- 1) ускорением процессов нагрева и сушки и, следовательно, повышением производительности технологических машин и аппаратов;
- 2) улучшением качества продукции;
- 3) возможностью конвейеризации процесса;
- 4) улучшением условий труда.

Конечно, не во всех случаях применения токов высокой частоты одновременно выявляются все эти преимущества. Поэтому в каждом конкретном случае необходимо выяснить целесообразность применения токов высокой частоты, учитывая и экономическую точку зрения.

Внедрение нагрева и сушки токами высокой частоты в промышленности тормозится отсутствием серийного выпуска генераторов различных мощностей и различных частот, которые удовлетворяли бы условиям устойчивой работы, высокого к. п. д., широкой регулировки, обеспечивающей оптимальный режим, малого уровня помех радиоприему. Только в последние годы трест «Севзаппромэлектропечь» сконструировал единичные генераторы или малые серии генераторов мощностью 3, 30 и 100 *квт*, частично удовлетворяющие этим условиям.

В чем же заключаются особенности схемы новых генераторов высокой частоты для сушки и нагрева, которые называются генераторами диэлектрического нагрева?

Все эти генераторы являются однокаскадными автогенераторами, работают в диапазоне частот 20—30 Мгц и могут быть сведены к обобщенной трехточечной схеме (рис. 1), где Z_1 — комплексное сопротивление между анодом и катодом лампы; Z_2 — комплексное сопротивление между сеткой и катодом; Z_3 — комплексное сопротивление между анодом и сеткой. У простейших трехточечных автогенераторов каждое из сопротивлений Z_1 , Z_2 , Z_3 является индуктивным или емкостным (одноконтурные генераторы), в общем случае — эквивалентным сопротивлением простого или сложного контура или двухполюсника.

Для генераторов, работающих на частотах 20—30 Мгц, т. е. имеющих длину волны 15—10 м, всякая схема практически не является одноконтурной, так как междуэлектродные емкости лампы и емкости монтажа становятся сравнимыми с емкостями контурных конденсаторов, а индуктивности вводов и соединяющих элементы схемы шин — сравнимыми с индуктивностями контурных катушек. Поэтому генераторы для диэлектрического нагрева с самого начала проектируются как многоконтурные, в простейшем случае двухконтурные, так, чтобы два из сопротивлений Z_1 , Z_2 , Z_3 были эквивалентными сопротивлениями контуров, а третье сопротивление было емкостным. Емкостным сопротивлением является одна из междуэлектродных емкостей лампы совместно с соответствующей емкостью монтажа.

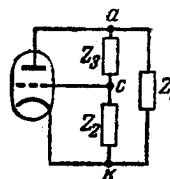


Рис. 1. Обобщенная трехточечная схема.

Генераторы диэлектрического нагрева, получившие распространение, являются генераторами с заземленным катодом. Для этой схемы сопротивлением Z_3 служит емкость анод—сетка лампы вместе с емкостью монтажа между анодным Z_1 и сеточным Z_2 контурами, т. е. $Z_3 = j \frac{1}{\omega C} = -jx_3$. Эта емкость практически получается сравнимой с емкостями анодного и сеточного контуров, и генерируемая частота значительно отличается от собственных частот анодного и сеточного контуров. Это значит, что контуры работают не в режиме резонанса и их реактивные сопротивления много больше активных:

$$\begin{aligned} Z_1 &= r_1 + jx_1 \approx jx_1, \\ Z_2 &= r_2 + jx_2 \approx jx_2, \end{aligned}$$

а генерируемая частота должна удовлетворять условию

$$x_1 + x_2 + x_3 = 0.$$

Так как реактивное сопротивление $x_3 < 0$, то $x_1 + x_2 > 0$. Кроме того, коэффициент обратной связи $k = \frac{x_2}{x_1}$ должен быть положительным. Поэтому необходимо, чтобы были положительны x_1 и x_2 , т. е. эквивалентные реактивные сопротивления анодного

и сеточного контуров на генерируемой частоте должны иметь индуктивный характер.

Чтобы генератор отдавал определенную мощность, лампа должна иметь соответствующую нагрузку

$$R = \frac{x_1^2}{r_1 + r_2}.$$

Сопротивление R , определяемое параметрами анодного контура L_1 и C_1 , может оказаться не равным величине необходимого эквивалентного сопротивления $\rho = \frac{U_a}{I_a}$, определяемого

оптимальным режимом работы лампы, когда в контуре выделяется заданная мощность и к. п. д. генератора достаточно велик. Величина сопротивления r_2 определяется потерями в сеточном контуре, которые стремятся по возможности уменьшить. Сопротивление r_1 в генераторах для диэлектрического нагрева в основном зависит от нагрузки в рабочем конденсаторе установки, куда помещается нагреваемый материал. Изменять величину r_1 можно, помещая в рабочий конденсатор различное количество материала или регулируя воздушный зазор между нагреваемым материалом и электродами рабочего конденсатора. Однако изменять количество нагреваемого материала во время работы генератора неудобно. Регулировать же воздушный зазор в достаточно широких пределах нельзя, так как при слишком малом зазоре возможен пробой в рабочем конденсаторе, а при увеличении зазора уменьшается напряженность электрического поля в материале и увеличивается время нагрева. При некоторой величине зазора выделяющаяся в материале мощность уменьшается до такой величины, что вследствие отдачи тепла материалом в окружающую среду нагрев до заданной температуры вообще не может быть достигнут. Кроме того, с увеличением зазора растут потери на излучение. Все это снижает к. п. д. установки.

Поэтому для изменения величины сопротивления R необходимо регулировать индуктивность или емкость контура.

В генераторах коротких волн радиопередающих устройств обычно изменяют величины индуктивностей, входящих в правую и левую ветви анодного контура (рис. 2), так, чтобы суммарная индуктивность оставалась примерно постоянной. Это достигается перестановкой «анодного шупа», так что изменяется напряжение на конденсаторе U_p по сравнению с напряжением на аноде U и одновременно изменяется величина R . Таким путем можно регулировать нагрузку лампы в достаточно широких пределах.

Однако во многих случаях построения схем генераторов для диэлектрического нагрева регулировать нагрузку лампы, изменяя индуктивность, оказывается невозможным. Дело в том, что рабочий конденсатор может по условиям технологии иметь такую большую емкость, что необходимая индуктивность контура становится слишком малой и даже определяется только индук-

тивностью соединительных шин. В этом случае переменным элементом контура должна быть емкость (рис. 3). Такая схема анодного контура применяется, например, во всех новых конструкциях генераторов диэлектрического нагрева треста «Севзаппромэлектропечь».

Эту схему имеет и экспериментальный генератор мощностью 3 кВт, установленный на кафедре Теоретических основ электротехники МЭИ и предназначенный для нагрева и сушки различ-

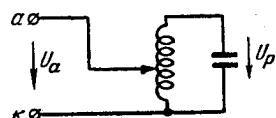


Рис. 2. Анодный контур.

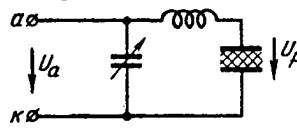


Рис. 3. Анодный контур.

ных материалов на конвейере. Принципиальная схема этого генератора представлена на рис. 4, где в анодном контуре:

C — регулировочный конденсатор;

C_p — рабочий конденсатор;

L_a — катушка индуктивности анодного контура;

L_d — дроссель безопасности;

в сеточном контуре:

C_c — сеточный конденсатор;

C_{sx} — входная емкость лампы;

L_c — катушка индуктивности сеточного контура;

L_6 — блокировочный дроссель;

R_n — антипаразитное сопротивление.

Путем применения теоремы о реактивном двухполюснике нетрудно построить частотные характеристики анодного и сеточного контуров, причем при их построении необходимо учитывать выходную емкость лампы и монтажа, подключенных параллельно конденсатору C , индуктивность блокировочного дросселя в анодной цепи, включенного параллельно дросселю безопасности, а также наличие отрезка коаксиальной линии, соединяющей генератор с рабочим конденсатором, находящимся в конвейерной установке. В диапазоне рабочих частот длина этой линии всегда оказывается много меньшей длины волны генератора, поэтому эту линию можно учесть, изменив немного (менее 10%) параметры катушки индуктивности L_a и конденсатора C_p . С учетом всех сделанных допущений частотная характеристика экспериментального генератора мощностью 3 кВт имеет вид, представленный на рис. 5, где

$$\begin{aligned} f_{a1} &\approx \frac{1}{2\pi \sqrt{L_d (C_p + C)}}, \quad f_{a2} \approx \frac{1}{2\pi \sqrt{L_a C_p}}, \\ f_{a3} &\approx \frac{1}{2\pi \sqrt{L_a \frac{C_p C}{C_p + C}}}. \end{aligned}$$

Сеточный контур с учетом входной емкости лампы и индуктивности блокировочного дросселя L_6 имеет аналогичную частотную характеристику, причем

$$f_{c1} \approx \frac{1}{2\pi \sqrt{L_6 (C_c + C_{ex})}}, \quad f_{c2} \approx \frac{1}{2\pi \sqrt{L_c C_c}},$$

$$f_{c3} \approx \frac{1}{2\pi \sqrt{L_c \frac{C_c C_{ex}}{C_c + C_{ex}}}}.$$

Эквивалентное реактивное сопротивление сеточного контура x_c имеет индуктивный характер в интервалах частот $0 - f_{c1}$ и $f_{c2} - f_{c3}$, а анодного контура в интервалах частот $0 - f_{a1}$ и $f_{a2} - f_{a3}$. Это значит, что при определенных условиях, которые могут

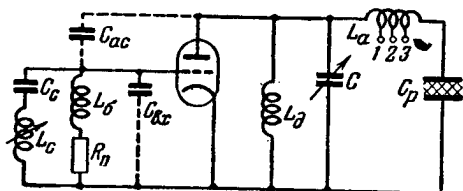


Рис. 4. Принципиальная схема генератора.

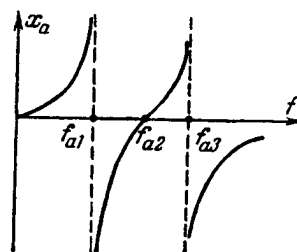


Рис. 5. Частотная характеристика.

создаться помимо нашего желания, возможна работа генератора на двух частотах: низкой, лежащей внутри интервалов $0 - f_{a1}$, $0 - f_{c1}$, и высокой, лежащей внутри интервалов $f_{a2} - f_{a3}$, $f_{c2} - f_{c3}$. Для экспериментального генератора кафедры ТОЭ низкая частота равна примерно 4 МГц, а высокая 20 МГц. Эти частоты и наблюдались при наладке генератора.

Чтобы устранить возможность генерации на частоте 4 МГц, последовательно с дросселем включено антипаразитное сопротивление R_n ; подбором его величины можно устранить возможность генерации на частоте 4 МГц.

Частотная характеристика анодного контура снималась с помощью куметра. Частота f_{a1} оказалась равной $\sim 4,5$ МГц, $f_{a2} \approx 7$ МГц и $f_{a3} \approx 23$ МГц, что полностью согласуется с расчетом.

В области частот, значительно больших f_{a3} , на куметре можно измерить еще ряд резонансных частот, которые определяются паразитными емкостями и индуктивностями соединительных шин, а также наличием соединительной коаксиальной линии. Поэтому возможно появление ультракоротковолновых паразитных колебаний, которые могут привести к аварии. При наладке генератора возникали и такие паразитные колебания. Устранение их возможно рациональным монтажом.

С ростом мощности генератора трудности наладки возрастают, так как удельный вес паразитных параметров растет. Возрастают и трудности замены отдельных элементов анодного контура, что неизбежно, когда серийный генератор приспособляется к работе с заданным рабочим конденсатором и заданной нагрузкой. Так, например, при согласовании серийного генератора мощностью 30 кВт с конвейерной установкой для сушки искусственного шелка пришлось изменять на месте конструктивное выполнение не только индуктивности L_a , но и переменного воздушного цилиндрического конденсатора C . Кроме того, как показывает опыт для согласования нагрузки, т. е. получения оптимального сопротивления анодного контура, необходимо изменять точку присоединения конденсатора C (точки 1, 2, 3 на рис. 4), что усложняет схему анодного контура, увеличивает число резонансных частот и делает более трудной достижение устойчивой работы генератора (возможно затягивание).

С ростом мощности генератора возрастают также трудности экранировки с целью устранения радиопомех.

Поэтому заслуживает внимания другой возможный путь построения схем генераторов для диэлектрического нагрева, часто встречающийся за границей. В этом случае генераторы выполняются многокаскадными, причем частота задающего генератора выбирается в полосе частот, специально отведенных для промышленных генераторов, и стабилизируется.

Задачи стабильной генерации и согласования нагрузки в этом случае разделяются, что позволяет добиться предъявленных выше к генераторам диэлектрического нагрева требований более простыми путями. Генераторы получаются более универсальными (в смысле работы на различные нагрузки) и более устойчивыми. Однако схемы и конструкции таких генераторов, например выпускаемых в Германской Демократической Республике, значительно сложнее, чем однокаскадных автогенераторов.

Так, генератор типа 1721.6 F 2 мощностью 1,5 кВт, работающий на частоте $27,12 \text{ МГц} \pm 0,6\%$, четырехкаскадный и имеет в схеме управления и автоматической подстройки 11 ламп. Питание генератора осуществляется от шести выпрямителей. Схемы генератора, питания и блокировки, сигнализации и управления аналогичны соответствующим схемам радиопередатчика той же мощности. Поэтому стоимость генератора значительно превосходит стоимость автогенератора такой же мощности.

Рассматривая перспективы развития и внедрения высокочастотного нагрева и сушки, необходимо отметить и третий возможный путь — путь создания генераторов с независимым возбуждением с небольшим числом каскадов и возможно простой схемой питания, блокировки, сигнализации и управления.

АНАЛИЗ КОЛЬЦЕВОЙ СХЕМЫ В ЧАСТОТНО-ФАЗОВОЙ СИСТЕМЕ ТЕЛЕУПРАВЛЕНИЯ

Аспирант Л. С. Хенц

Техника телеуправления в последние годы развивается в направлении использования различных бесконтактных элементов и более широкого использования частотных импульсных признаков.

При телеуправлении сравнительно небольшим количеством объектов при сравнительно небольших расстояниях наиболее целесообразно использовать существующие линии связи с введением на них частотных каналов в подтональном диапазоне частот. При таком решении задачи отпадает необходимость прокладывать для целей телеуправления специальные провода, и появляется возможность, не нарушая телефонную связь, использовать существующие каналы.

На кафедре Автоматики, телемеханики и математических машин МЭИ при участии автора была разработана частотно-фазовая система телеуправления, упрощенная схема которой показана на рис. 1.

Передача сигналов осуществляется путем изменения частоты и фазы сигнала. Генераторами частоты служит блок статических умножителей частоты $У_1$, питаемый от сети переменного тока.

В приемной части устройства имеются такой же блок статических умножителей $У_2$, работающий от той же сети переменного тока, и дешифратор. В последнем установлены электрические фильтры $Ф$. После них включены фазовые детекторы $Д$, опорные напряжения для которых снимаются со статических умножителей. В качестве электрических фильтров применяются LC -контуры.

Однако применение LC -фильтров создает ряд технических трудностей. Ввиду низких частот катушка должна быть со стальным сердечником. Это приводит, кроме больших габаритов и весов, к затруднениям при расчете и наладке резонансных контуров, так как надо учесть, что в зависимости от числа одновременно работающих каналов подмагничивание сердечников изменяется в широких пределах. Добротность же контуров должна быть всегда достаточной.

Поэтому было бы желательно строить систему без резонансных контуров с сердечниками.

Дешифратор выполняет частотное разделение каналов и фазовое детектирование отдельных каналов. Для выполнения первой задачи служит LC -фильтр, для выполнения второй — фазовый детектор.

Последний, как известно, выделяет в своей выходной цепи постоянную составляющую тока, пропорциональную косинусу угла сдвига фаз входного и опорного напряжений одинаковой частоты.

Но, помимо этой постоянной составляющей, фазовый детектор в некоторых случаях выделяет постоянную составляющую и при

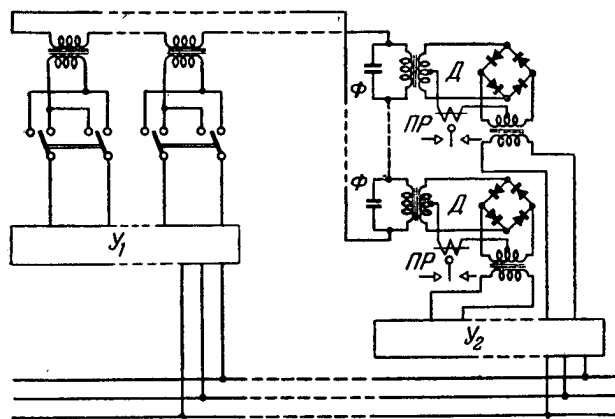


Рис. 1. Блок-схема частотно-фазового устройства телеуправления МЭИ.

неравных частотах. Если бы удалось рассчитать фазовый детектор, выделяющий постоянную составляющую только при совпадении частот, то этот элемент стал бы частотно-фазовым детектором, перед которым фильтр излишен. Рассмотрим поэтому фазовый детектор в более общем режиме, когда частота входного напряжения может отличаться от частоты опорного.

Фазочувствительные схемы, работающие в таком режиме, находят широкое применение в высокочастотном телефонировании и носят название преобразователей частоты.

Исследуем кольцевую схему, имеющую ряд преимуществ перед другими. Эта схема изображена на рис. 2.

Как правило, $|u_o|_{\max} \gg |u_c|_{\max}$. В этом случае можно применить метод управляемых сопротивлений. Сущность этого метода заключается в предположении, что сопротивление вентиль полностью определяется опорным напряжением u_o . Таким образом, схема представляет собой линейную систему с переменными параметрами, которые являются функциями времени. Искомые величины вычисляются обычными методами теории линейных электрических цепей.

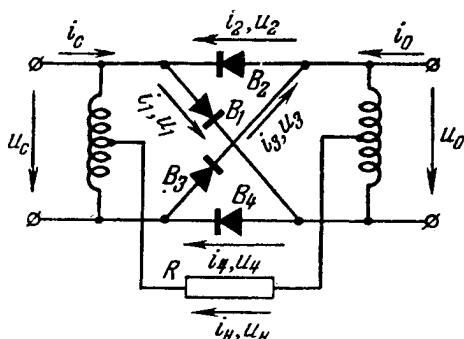
Из рис. 2 видно, что сопротивление

$$\begin{aligned} B_1 &= r(+u_o), & B_2 &= r(+u_o), \\ B_3 &= r(-u_o), & B_4 &= r(-u_o). \end{aligned}$$

На основе схемы получаем:

$$i_{\kappa} = \frac{[r(-u_o) - r(+u_o)] u_c}{2R[r(+u_o) + r(-u_o)] + r(+u_o)r(-u_o)}. \quad (1)$$

r является производной функцией характеристики выпрямителей. При больших амплитудах опорного напряжения принято заменять характеристику вентиля ломаной линией (рис. 3, а). В этом случае функция r приобретает вид, изображенный на рис. 3, б. Обозначим:



$$u_o = U_o \sin \alpha_1,$$

где

$$\alpha_1 = \omega t;$$

$$u_c = U_c \sin \alpha_2,$$

где

$$\alpha_2 = n\omega t + \varphi;$$

n в режиме частотно-фазового детектора — целое число или обратное значение целого числа.

Рис. 2. Схема замещения кольцевого детектора.

u_c — напряжение сигнала; u_o — опорное напряжение; R — активное сопротивление; B_1, B_2, B_3, B_4 — выпрямители с одинаковой характеристикой.

Тогда сопротивление вентиля выражается в таком виде:

$$\begin{aligned} r(+u_o) &= \frac{r_n + r_z}{2} + \frac{r_n - r_z}{2} \nu(t); \\ r(-u_o) &= \frac{r_n + r_z}{2} - \frac{r_n - r_z}{2} \nu(t). \end{aligned}$$

Переключающая функция $\nu(t)$ изображена на рис. 4.

Ток нагрузки принимает вид:

$$i_{\kappa} = \frac{(r_z - r_n) \nu(t) u_c}{2R(r_n + r_z) + r_n r_z}. \quad (2)$$

Выразим $\nu(t)$ рядом Фурье

$$\nu(t) = \frac{4}{\pi} \sum_{k=1, 3, 5, \dots}^{\infty} \frac{\sin k\omega t}{k}$$

и подставим в выражение i_{κ} .

После некоторых преобразований получим:

$$i_n = Q \sum_{k=1, 3, 5, \dots}^{\infty} \frac{1}{k} [\cos(n\omega t + \varphi - k\omega t) - \cos(n\omega t + \varphi + k\omega t)], \quad (3)$$

где $Q = \frac{2(r_3 - r_n)U_0}{\pi[2R(r_n + r_3) + r_n r_3]}.$

Из выражения (3) следует, что постоянная составляющая определяется значением n , ибо она появляется при условии

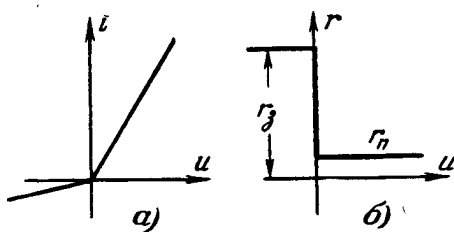


Рис. 3. Приближенные характеристики выпрямителя при воздействии переменного напряжения большой амплитуды.

a — вольтамперная характеристика; b — график сопротивления в зависимости от напряжения.

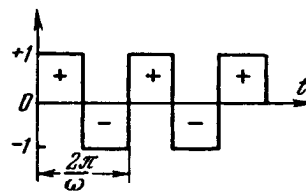


Рис. 4. График переключающей функции.

$n = k$. Так как k приобретает значения нечетных целых чисел от нуля до бесконечности, то постоянная составляющая возникает при $n = 1, 3, 5$ и составляет

$$i_n = \frac{Q}{n} \cos \varphi.$$

При других значениях n

$$i_n = 0.$$

Случай $n = 1$ соответствует совпадению частоты входного и опорного напряжений и схема, выделяя постоянную составляющую с величиной $i_n = Q \cos \varphi$, осуществляет фазовое детектирование. Для выполнения частотного разделения необходимо выполнение дополнительного условия: при $i_n = 0$ $n \neq 1$. Это условие, как следует из вышесказанного, не удовлетворяется. Оно удовлетворялось бы только в том случае, если выражение (3) имело бы такой вид:

$$\begin{aligned} i_n &= c [\cos(n\omega t + \varphi - \omega t) - \cos(n\omega t + \varphi + \omega t)] = \\ &= c \sin(n\omega t + \varphi) \sin \omega t, \end{aligned} \quad (4)$$

т. е. ток нагрузки должен быть пропорционален произведению входного и опорного напряжений. Этот эффект можно получить в фазочувствительных схемах, содержащих элементы с квадратичной характеристикой.

Примем характеристику вентиля вида рис. 5:

$$\begin{aligned} i &= au + bu^2; \\ \frac{di}{du} &= a + 2bu; \\ r &= \frac{du}{di} = \frac{1}{a + 2bu}. \end{aligned}$$

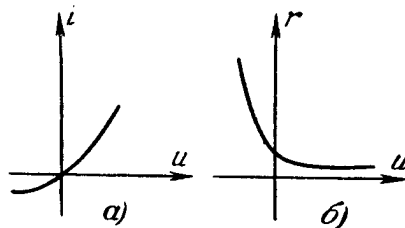


Рис. 5.

a — квадратичная вольтамперная характеристика вентиля; b — график сопротивления вентиля.

Далее, в схеме рис. 2

$$r(+u_o) = \frac{1}{a + bu_o};$$

$$r(-u_o) = \frac{1}{a - bu_o}.$$

Подставив эти выражения в формулу (1), получим:

$$i_{\kappa} = \frac{2bu_o u_c}{1 + 4aR}. \quad (5)$$

Этот результат получается также и в случае любого значения опорного напряжения и соответственно не требуется ранее оговоренного ограничения о том, что u_c должно быть много меньше u_o .

На основе схемы рис. 2 можно написать следующие уравнения:

$$\left. \begin{aligned} u_1 &= -u_{\kappa} + \frac{1}{2}u_c + \frac{1}{2}u_o, \\ u_2 &= +u_{\kappa} - \frac{1}{2}u_c + \frac{1}{2}u_o, \\ u_3 &= -u_{\kappa} - \frac{1}{2}u_c - \frac{1}{2}u_o, \\ u_4 &= +u_{\kappa} + \frac{1}{2}u_c - \frac{1}{2}u_o. \end{aligned} \right\} \quad (6)$$

$$u_{\kappa} = i_{\kappa} R. \quad (7)$$

$$\left. \begin{aligned} i_1 &= au_1 + bu_1^2, \\ i_2 &= au_2 + bu_2^2, \\ i_3 &= au_3 + bu_3^2, \\ i_4 &= au_4 + bu_4^2. \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

$$\left. \begin{aligned} i_c &= \frac{1}{2}(i_1 - i_2 - i_3 + i_4), \\ i_o &= \frac{1}{2}(i_1 + i_2 - i_3 - i_4), \\ i_{\kappa} &= i_1 - i_2 + i_3 - i_4. \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

Выразив из этих уравнений i_n , получим:

$$i_n = \frac{2b}{1+4aR} u_o u_c. \quad (10)$$

Если

$$\begin{aligned} u_o &= U_o \cos \alpha_1 = U_o \cos \omega t, \\ u_c &= U_c \cos \alpha_2 = U_c \cos (n\omega t + \varphi), \end{aligned}$$

для тока получим:

$$i_n = \frac{b}{1+4aR} U_o U_c [\cos (\omega t - n\omega t - \varphi) + \cos (\omega t + n\omega t + \varphi)]. \quad (11)$$

При $n \neq 1$ постоянная составляющая отсутствует.

При $n = 1$ ток составляет:

$$i_n = \frac{b}{1+4aR} U_o U_c \cos \varphi + \frac{b}{1+4aR} U_o U_c \cos (2\omega t + \varphi). \quad (12)$$

До сих пор для упрощения анализа было предположено, что нагрузка R чисто активная. Но не представляет трудности определение тока нагрузки при любом линейном нагрузочном сопротивлении. Если, например, нагрузка обладает индуктивностью L , кроме активного сопротивления R , то в уравнение (7) вместо $u_n = i_n R$ следует поставить $u_n = i_n R + L \frac{di_n}{dt}$.

Из системы уравнений (6) — (9) получится дифференциальное уравнение:

$$4aL \frac{di_n}{dt} + (1 + 4aR) i_n = 2b u_o u_c.$$

Очевидно, что при $n = 1$ постоянная составляющая равна:

$$i_n = \frac{b}{1+4aR} U_o U_c \cos \varphi. \quad (13)$$

Переменная составляющая равна:

$$i_{n\sim} = \frac{b}{\sqrt{(1+4aR)^2 + (8\omega aL)^2}} U_o U_c \cos (2\omega t + \varphi - \psi) \quad (14)$$

$$\text{где } \operatorname{tg} \psi = \frac{8\omega aL}{1+4aR}.$$

Интересно заметить, что постоянная составляющая не изменяется под влиянием индуктивности.

При $n \neq 1$ постоянная составляющая отсутствует.

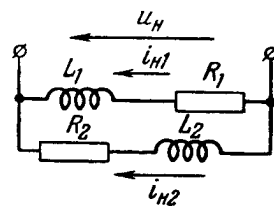
Предположим, что цепь нагрузки состоит из двух ветвей (рис. 6).

Из уравнений (6) — (9), учитывая, что в данном случае

$$i_n = i_{n1} + i_{n2} = i_1 - i_2 + i_3 - i_4$$

и

$$u_n = i_{n1}R_1 + L_1 \frac{di_{n1}}{dt},$$



или

$$u_n = i_{n2}R_2 + L_2 \frac{di_{n2}}{dt},$$

получим:

$$i_{n1}(1 + 4aR_1) + 4aL_1 \frac{di_{n1}}{dt} + i_{n2} = 2bu_o u_c,$$

$$i_{n2}(1 + 4aR_2) + 4aL_2 \frac{di_{n2}}{dt} + i_{n1} = 2bu_o u_c.$$

Рис. 6. Параллельно включенные нагрузки.

Постоянная составляющая появляется только при $n=1$ и определяется из уравнений

$$\left. \begin{aligned} i_{n1} (1 + 4aR_1) + i_{n2} &= bU_o U_c \cos \varphi, \\ i_{n2} (1 + 4aR_2) + i_{n1} &= bU_o U_c \cos \varphi. \end{aligned} \right\} \quad (15)$$

Итак, из предыдущего можно заключить, что кольцевая схема в случае синусоидальных напряжений на зажимах при любой линейной нагрузке может в совершенстве выполнять функцию частотно-фазового детектора.

Рассмотрим поведение кольцевой схемы с квадратичными элементами в системе телеуправления, т. е. вместе с генераторами напряжений и линией связи. Новая схема замещения изображена на рис. 7.

Выражение (10) для тока нагрузки остается действительным относительно входного и опорного напряжений u_c и u_o , но теперь заданными синусоидальными величинами являются не упомянутые напряжения, а э. д. с. генераторов e_o и e_c и схема должна выполнять частотно-фазовое детектирование относительно этих э. д. с. Очевидно, что схема составляет симметричное нелинейное сопротивление для генераторов, токи которых содержат нечетные высшие гармоники. Падения напряжения на сопротивлениях z_c и z_o , вызванные этими токами, искажают э. д. с. e_o и e_c , поэтому u_c и u_o несинусоидальны, т. е. если

$$\left. \begin{aligned} e_o &= E_o \cos \omega t, \\ e_c &= E_c \cos (n^{\pm 1} \omega t + \varphi), \end{aligned} \right\} \quad (16)$$

то

$$u_o = \sum_{\mu=1,3,5,\dots}^{\mu=\infty} A_{\mu} \cos (\mu \omega t + \psi_{\mu}),$$

$$u_c = \sum_{\nu=1,3,5,\dots}^{\nu=\infty} B_{\nu} \cos (\nu n^{\pm 1} \omega t + \chi_{\nu}).$$

Постоянная составляющая тока нагрузки определяется средним значением выражения (10), т. е.

$$i_{\text{н}} = \frac{2b}{1+4aR} \int_0^T u_o u_c dt =$$

$$= \frac{2b}{1+4aR} \sum_{\mu=1,3,5,\dots}^{\infty} \sum_{\nu=1,3,5,\dots}^{\infty} A_{\mu} B_{\nu} \int_0^T \cos(\mu\omega t + \psi) \cos(\nu n^{\pm 1} \omega t + \chi_{\nu}) dt,$$

$$T = \frac{2\pi}{\omega}.$$

Подынтегральное выражение имеет ненулевое значение только в том случае, если

$$\mu = \nu n^{\pm 1}.$$

Это имеет место, если n — нечетное целое число.

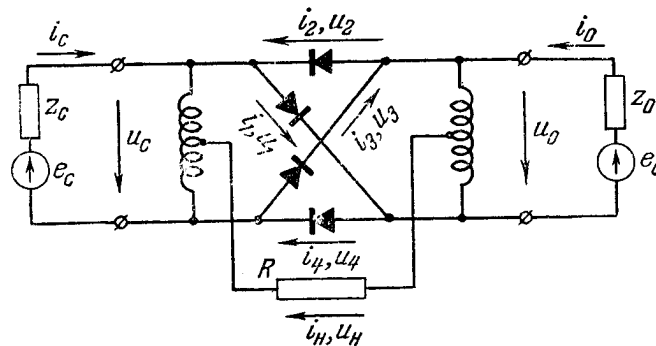


Рис. 7. Схема замещения кольцевого детектора с генераторами э. д. с.

Итак, в этом случае схема полностью не выполняет роль частотно-фазового детектора из-за искаженности напряжений u_o и u_c по сравнению с синусоидальной э. д. с. генераторов. Для устранения искажения, имея в виду, что сопротивления генераторов и линии ликвидировать нельзя, надо добиться, чтобы токи питания были синусоидальными. Другими словами, нужно обеспечить синусоидальность токов питания i_o и i_c при синусоидальном входном и опорном напряжениях u_o и u_c с сохранением всех свойств схемы.

Рассчитаем из уравнений (6) — (9) значения i_c и i_o :

$$i_c = a u_c - 2b u_o u_n,$$

$$i_o = a u_o - 2b u_c u_n.$$

Искажение токов от синусоидального закона вносится переменной составляющей u_n . Следовательно, необходимо подобрать цепь нагрузки так, чтобы она составляла для переменных токов

ничтожное сопротивление. Практически это осуществимо путем шунтирования нагрузки большой емкостью (рис. 8), сопротивлением которой можно пренебречь для переменных токов.

Тогда для токов питания получим:

$$\left. \begin{aligned} i_c &= au_c, \\ i_o &= au_o. \end{aligned} \right\} \quad (17)$$

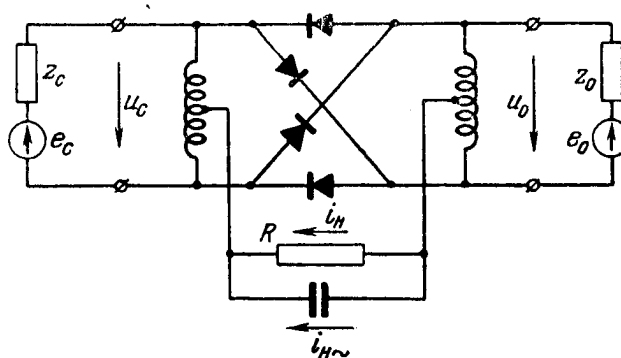


Рис. 8. Схема замещения кольцевого детектора с нагрузкой, шунтированной емкостью.

По формулам (15):

при $n=1$

$$i_n = \frac{b}{1 + 4aR} U_o U_c \cos \varphi,$$

$$i_{\kappa \sim} = bU_o U_c \cos(2\omega t + \varphi);$$

при $n = 1$

$$i_{\kappa \sim} = b U_o U_c [\cos (\alpha_1 - \alpha_2)] + \cos (\alpha_1 + \alpha_2)].$$

На основе этих соотношений

$$u_o = \frac{e_o}{1 + az_o}, \quad u_c = \frac{e_c}{1 + az_c}.$$

Итак, при $n=1$

$$i_{H\infty} = \frac{bE_o E_c \cos \varphi}{(1 + 4aR)(1 + az_o)(1 + az_c)},$$

$$i_{\kappa \sim} = \frac{bE_o E_c}{(1 + az_o)(1 + az_c)} \cos(2\omega t + \varphi).$$

Для упрощения рассуждений предполагалось, что z_c и z_o — активные сопротивления. Не составляет затруднений провести расчет и в случае реактивных сопротивлений.

Если z_c состоит из r_c, L_c, C_c ,

$$z_0 \quad " \quad " \quad r_0, L_0, C_0,$$

то

$$u_o = \frac{E_o \cos(\omega_o t - \psi_1)}{\sqrt{(1 + ar_o)^2 + a^2 \left(\omega_o L_o - \frac{1}{\omega_o C_o} \right)^2}},$$

$$u_c = \frac{E_c \cos(\omega_c t + \varphi - \gamma_1)}{\sqrt{(1 + ar_c)^2 + a^2 \left(\omega_c L_c - \frac{1}{\omega_c C_c} \right)^2}},$$

где

$$\psi_1 = \arctg \frac{\omega_o L_o - \frac{1}{\omega_o C_o}}{1 + ar_o},$$

$$\gamma_1 = \arctg \frac{\omega_c L_c - \frac{1}{\omega_c C_c}}{1 + ar_c}.$$

Подставив эти значения u_o и u_c в формулу (10), получим значение тока нагрузки.

Таким образом, найден теоретический путь для создания частотно-фазового разделения с помощью кольцевого детектора, выполняющего роль совершенного электрического фильтра и фазового детектора.

Практически использовался квадратичный участок вольтамперной характеристики меднозакисных вентилях при работе на малых напряжениях. Такой кольцевой детектор при сочетании с усилительной схемой на полупроводниковых триодах (в случае необходимости иметь на выходе детектора значительную мощность) образует стандартный, надежный элемент телемеханической аппаратуры.

Заметим, что такие же схемы пригодны для удвоения частоты, так как в случае совпадения частоты напряжений кольцевая схема выделяет, кроме постоянной составляющей, и удвоенную частоту этих напряжений. Такие удвоители частоты могут быть использованы в блоке статических генераторов частоты в устройстве телеуправления.

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. В. Добровольский, Анализ нелинейных многополюсников, Изд. АН СССР, 1947.
2. В. И. Житомирский, Линейная теория кольцевого детектора, «Радиотехника», 1952, № 3.

ЧИСЛЕННЫЙ РАСЧЕТ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОЛЯ ЦИЛИНДРИЧЕСКИХ ЭЛЕКТРОДОВ КОНЕЧНОЙ ДЛИНЫ

Аспирант В. В. Ницецкий

1. Расчет методом средних потенциалов

Первым, наиболее грубым приближением поля длинного одиночного цилиндра конечной длины является поле отрезка равномерно заряженной нити. В [Л. 1] потенциальный коэффициент (или сопротивление растеканию) цилиндра определяется как отношение среднего потенциала оси цилиндра к суммарному заряду, равномерно распределенному только по боковой поверхности цилиндра. Из принципа взаимности следует, что такой же результат может быть получен в виде отношения среднего потенциала боковой поверхности цилиндра к суммарному заряду равномерно заряженного отрезка проводящей нити, совпадающей с осью цилиндра.

Чтобы снизить допускаемую при этом погрешность, необходимо отыскать такую систему зарядов, которая обеспечила бы постоянство потенциала на поверхности цилиндра более точно, чем по [Л. 1].

Таким образом, мы используем обратную задачу теории потенциала как первый этап в решении задачи Дирихле.

Отыскание закона распределения зарядов будем производить в следующей последовательности:

- 1) определение вида зарядов (например, точечные, линейные, поверхностные) и их месторасположения;
- 2) определение величины этих зарядов.

Первую часть решения выполним без математических расчетов, путем подбора, учитывая два противоречивых требования:

- 1) система зарядов должна быть возможно простой;
- 2) заданная поверхность заряженного тела должна по возможности приближаться к некоторой эквипотенциали выбранной системы зарядов.

В нашем случае выделим на оси цилиндра участки длиной $2l$, $2l_1$, $2l_2$ (рис. 1). Будем полагать, что на каждом из них находится линейный заряд постоянной плотности $\tau_j = \text{const}$, а на торцах цилиндра — точечные заряды q_3 . Произведенное деление не единственное из возможных и в некоторой степени произвольное. Неудачное деление может вызвать грубые ошибки.

Естественно, что мы не можем требовать полного равенства потенциала по всей боковой поверхности цилиндра. Поэтому

потребуем точного равенства потенциалов только в ряде контрольных точек.

Если число таких точек равно числу неизвестных зарядов, то задача имеет уже однозначное решение. В выборе контрольных точек также допускается некоторая произвольность, от удач-

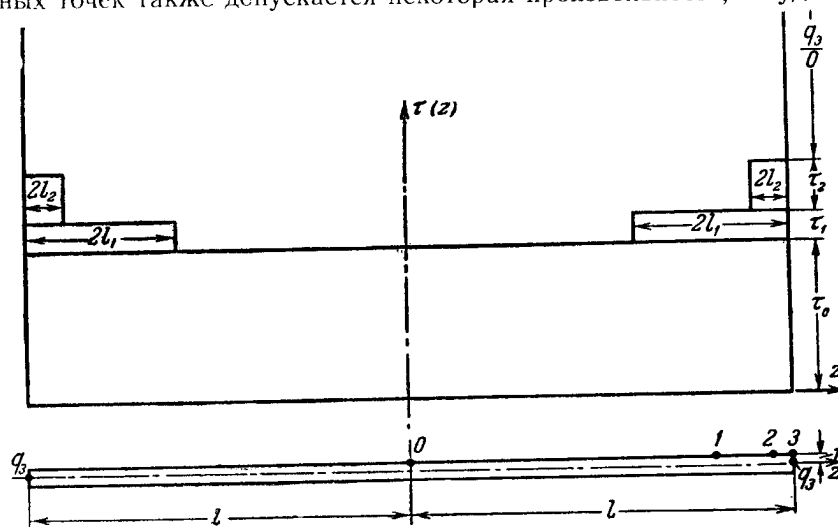


Рис. 1.

a — одиночный цилиндрический электрод конечной длины; $0, 1, 2, 3$ — точки контроля потенциалов; b — примерное распределение электрических зарядов по оси цилиндра.

ности которой зависит точность решения. Принцип, которым руководствовались в данном случае, следующий. Эпюра потенциала вдоль заданной боковой поверхности цилиндра представляет некоторую кривую. Контрольные точки $0, 1, 2, 3$ выбирались так, чтобы максимальные отклонения потенциалов от среднего значения получались примерно одинаковыми, а сами контрольные точки находились примерно в точках ожидаемого максимума. Как видно из рис. 1, точки $0, 1, 2, 3$ находятся на боковой поверхности цилиндра против середины каждого из линейных зарядов.

Потенциал, создаваемый в точке P (рис. 2) равномерно заряженным отрезком нити длиной $2l_j$, согласно [Л. 2] равен:

$$\varphi_P = \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} \frac{Q_j}{2l_j} \ln \frac{\sqrt{(l_j - z)^2 + y^2} + (l_j - z)}{\sqrt{(l_j + z)^2 + y^2} - (l_j + z)}, \quad (1)$$

или после преобразований

$$\varphi_P = \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} \tau_j \left[\operatorname{Arsh} \frac{1+z'}{y'} + \operatorname{Arsh} \frac{1-z'}{y'} \right], \quad (2)$$

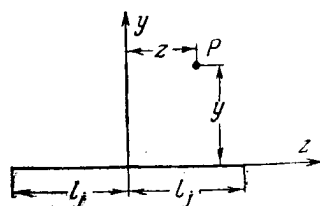


Рис. 2. К расчету поля отрезка заряженной нити.

где $\frac{z_j}{2l_j} = \tau_j$; $z' = \frac{z}{l_j}$; $y' = \frac{y}{l_j}$.

Очевидно, что потенциал контрольных точек $i = 0, 1, 2, 3$ можно записать как линейную алгебраическую функцию зарядов:

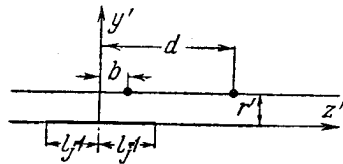
$$\varphi_i = \frac{1}{4\pi\epsilon_0} [\alpha_{i0}\tau_0 + \alpha_{i1}\tau_1 + \alpha_{i2}\tau_2 + \alpha_{i3}q_3],$$

где α_{0i} , α_{1i} , α_{2i} — безразмерные коэффициенты; α_{i3} имеет размерность $[1/m]$.

Потребовав численного равенства всех φ_i , получаем систему линейных алгебраических уравнений с четырьмя неизвестными. Например, при радиусе цилиндра $r = 0,01l$ и $\varphi_i \cdot 4\pi\epsilon_0 = 1000 \times 10^{-12}$ К/м система имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} 10,196684\tau_0 + 1,021562\tau_1 + 0,210708\tau_2 + 1,99999q_3 &= 1000; \\ 9,575616\tau_0 + 7,630318\tau_1 + 0,748439\tau_2 + 5,54931q_3 &= 1000; \\ 8,278591\tau_0 + 6,790707\tau_1 + 4,677519\tau_2 + 20,12442q_3 &= 1000; \\ 5,991471\tau_0 + 4,695323\tau_1 + 3,049516\tau_2 + 100,50000q_3 &= 1000. \end{aligned}$$

Решив эту систему методом последовательных исключений неизвестных, получаем значения соответствующих зарядов и плотностей:



$$\begin{aligned} \tau_0 &= 92,292 \cdot 10^{-12} \text{ К/м}; \\ \tau_1 &= 10,878 \cdot 10^{-12} \text{ К/м}; \\ \tau_2 &= 20,410 \cdot 10^{-12} \text{ К/м}; \\ q_3 &= 3,33348 \cdot 10^{-12} \text{ К}. \end{aligned}$$

Рис. 3. К расчету среднего потенциала поля.

Решение обратной задачи теории потенциала на этом закончено.

Каждый из линейных зарядов τ_j создает на боковой поверхности цилиндра некоторый средний потенциал φ_{cpi} , который вычислим как интеграл по отрезку прямой, параллельной оси z (рис. 3):

$$\begin{aligned} \varphi_{cpi} &= \frac{1}{4\pi\epsilon_0} \frac{1}{d-b} \int_b^d \varphi dz' = \frac{\tau}{4\pi\epsilon_0} \frac{1}{d-b} \int_b^d \left[\text{Arsh} \frac{1+z'}{r'} + \text{Arsh} \frac{1-z'}{r'} \right] dz' = \\ &= \frac{1}{4\pi\epsilon_0} \frac{\tau}{d-b} \left[(1+d) \text{Arsh} \frac{1+d}{r'} - \sqrt{(1+d)^2 + r'^2} - \right. \\ &\quad \left. - (1-d) \text{Arsh} \frac{1-d}{r'} + \sqrt{(1-d)^2 + r'^2} - \right. \\ &\quad \left. - (1+b) \text{Arsh} \frac{1+b}{r'} + \sqrt{(1+b)^2 + r'^2} + \right. \\ &\quad \left. + (1-b) \text{Arsh} \frac{1-b}{r'} - \sqrt{(1-b)^2 + r'^2} \right]. \quad (3) \end{aligned}$$

Средний потенциал по боковой поверхности цилиндра от двух точечных источников q_3 равен:

$$\varphi_{cp3} = 2 \frac{q_3}{4\pi\epsilon\epsilon_0} \frac{1}{2l} \int_0^{2l} \frac{dz}{\sqrt{r^2 + z^2}} = \frac{q_3}{4\pi\epsilon\epsilon_0 l} \left[\operatorname{Arsh} \frac{z}{r} \right]_0^{2l} = \frac{q_3}{4\pi\epsilon\epsilon_0 l} \operatorname{Arsh} \frac{2l}{r}. \quad (4)$$

Пределы интегрирования d и b , соответствующие крайним точкам всего цилиндра по длине, выражены в относительных единицах, так же как z' и r' .

При $\frac{r}{l} = 0,01$ вычисления дали следующее значение среднего потенциала боковой поверхности цилиндра:

$$\begin{aligned} \varphi_{cp} &= \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} [\alpha_0\tau_0 + \alpha_1\tau_1 + \alpha_2\tau_2 + \alpha_3q_3] = \\ &= \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} [9,993\tau_0 + 3,716\tau_1 + 0,797\tau_2 + 5,991q_3] = \frac{10^{-12}}{4\pi\epsilon\epsilon_0} 998,68 [\delta]. \end{aligned}$$

Полученное число весьма близко к принятому ранее значению потенциала контрольных точек $\left(\frac{10^{-12}}{4\pi\epsilon\epsilon_0} 1000 [\delta] \right)$, чего и следовало ожидать. При большем числе неизвестных вычисления по формулам (3) и (4) могут вовсе не потребоваться.

Сумма зарядов, создающих этот потенциал:

$$Q = 2l\tau_0 + 4l_1\tau_1 + 4l_2\tau_2 + 2q_3 = 2 \cdot 92,292 + 0,8 \cdot 10,808 + 0,2 \cdot 20,410 + 2 \cdot 3,33348 = 203,979 \cdot 10^{-12} [\kappa].$$

Потенциальный коэффициент одиночного цилиндра получаем как отношение

$$\alpha = \frac{\varphi_{cp}}{Q} = \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} \frac{998,67765}{203,979} \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} 4,89598 [\delta/\kappa].$$

Коэффициент $\alpha = \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} \frac{\alpha_0}{2} = \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} 4,99647 [\delta/\kappa]$ соответствует известному в литературе [Л. 1], наиболее простому усреднению потенциала от одного лишь линейного заряда τ_0 и вычислен по выражению

$$\alpha' = \frac{1}{4\pi\epsilon\epsilon_0} \frac{1}{l} \left[\operatorname{Arsh} \frac{2l}{r} - \sqrt{\left(\frac{r}{2l} \right)^2 + 1} + \frac{r}{2l} \right]. \quad (5)$$

Следовательно, наше более точное значение потенциального коэффициента на 2,01 % ниже первого приближения по (5).

Подобные расчеты проведены для семи различных радиусов.

На рис. 4 приведена зависимость понижения сопротивления растеканию в процентах по сравнению с общеизвестной форму-

лой (5). Для инженерных расчетов в случае необходимости учитывать эту поправку можем рекомендовать следующий порядок вычислений: вычислить первое приближение по (5) с любой желаемой точностью, затем из графика рис. 4 найти поправку A и окончательно

$$\alpha = \alpha' \left(1 - \frac{A\%}{100} \right). \quad (6)$$

При расчете сопротивления растеканию трубчатого заземлителя значение α' по сравнению с формулой (5) следует умножить

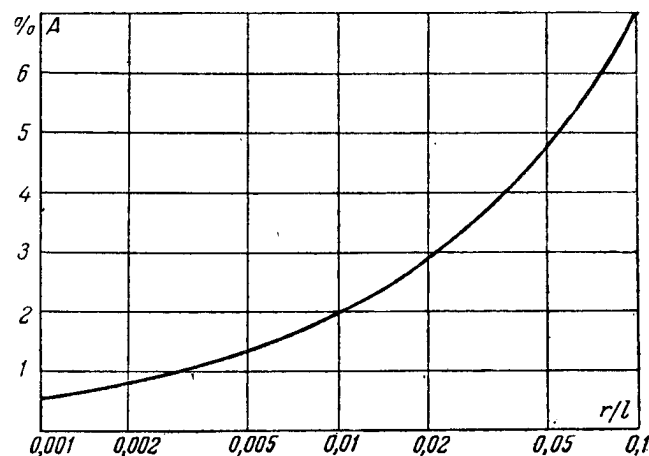


Рис. 4. Поправка к потенциальному коэффициенту одиночного цилиндра конечной длины или к сопротивлению растеканию трубчатого заземлителя.

на 2, так как в нижнем полупространстве растекается половина общего тока, а над поверхностью земли имеем только зеркально отображенную систему. Вместо ε_0 необходимо подставить удельную проводимость грунта κ . Следовательно, получаем:

$$R' = \frac{1}{2\pi\kappa l} \left[\operatorname{Arsh} \frac{2l}{r} - \sqrt{\left(\frac{r}{2l}\right)^2 + 1} + \frac{r}{2l} \right] [\text{ом}]; \quad R = R' \left(1 - \frac{A\%}{100} \right). \quad (6')$$

Если необходимо учесть влияние закругления эквипотенциала вокруг конца цилиндра, получающейся при предлагаемой схеме расчета, то наиболее просто (но и наиболее грубо) это можно сделать следующим образом: вместо действительной длины цилиндра для подстановки в формулу (5) взять расчетную длину (рис. 5)

$$l_{расч} = l - 0,75 r. \quad (7)$$

Предлагаемая схема расчета дает возможность использовать результаты проведенного расчета для любых промежуточных

значений радиуса, не повторяя трудоемкого составления и решения системы уравнений.

Значения поправок нельзя считать совершенно точными. Согласно принципу минимума потенциальной энергии при свободном распределении зарядов следует ожидать, что эти поправки несколько занижены. Более точные поправки при необходимости можно было бы вычислить по той же рассмотренной схеме расчета, прибегая к системам уравнений с большим числом не-

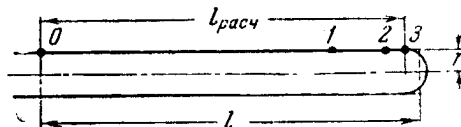


Рис. 5. Фактическая (l) и расчетная ($l_{расч}$) длины цилиндра при учете закругления конца.

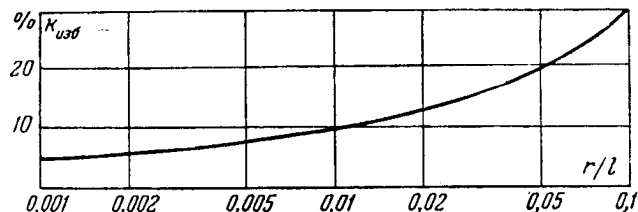


Рис. 6. Отношение суммы дополнительных зарядов к основному линейному заряду постоянной плотности.

известных, например 20 или 100. В рассмотренном нами диапазоне изменение радиуса $0,001 \leq \frac{r}{l} \leq 0,1$ поправка на сопротивление растеканию меняется в пределах от 0,58 до 7% и становится меньше 1% при $\frac{r}{l} < 0,003$.

Представляет интерес, хотя и более теоретический, еще одна величина: отношение добавочных зарядов, распределенных в концах цилиндра, к основному линейному заряду, распределенному по всей длине цилиндра. Этот коэффициент избытка зарядов $k_{изб}$, характеризующий неравномерность распределения зарядов по длине цилиндра, уменьшается при уменьшении радиуса цилиндра и превышает величину A в 4—10 раз. Например при радиусе $r = 0,01 l$ коэффициент избытка зарядов равен 10,51%, тогда как $A = 2,01\%$ (рис. 6).

После того как найдены значения τ_0 , τ_1 , τ_2 и q_3 , вычисление потенциала в любой точке пространства уже не представляет трудностей; следует лишь вычислить по формуле (4) составляющие потенциала, обусловленные каждым из линейных зарядов в отдельности.

Для конкретной оценки трудоемкости вычислений по рассматриваемому методу приведем следующие данные. Вычисление коэффициентов системы уравнений с четырьмя неизвестными потребовало 276 арифметических операций, решение — 62, проверка — 28, итого 366 арифметических операций.

Нахождение величины по чертежу или таблице приравнено одному арифметическому действию. Вычисление среднего потенциала потребовало 85 арифметических операций. При увеличении числа неизвестных трудоемкость вычислений будет возрастать примерно пропорционально квадрату числа неизвестных при составлении уравнений и кубу — при решении.

2. Расчет методом конечных разностей

Принципиально другая возможность численного расчета поля одиночного цилиндрического электрода заключается в том, что вместо дифференциального уравнения поля решаем соответствующую систему алгебраических уравнений. Расчет затрудняется тем, что поставленная нами задача внешняя, и область, в которой ищем потенциал, простирается до бесконечности. В практике моделирования полей сетками дискретных электрических сопротивлений из этого затруднения выходят введением некоторой подходящей криволинейной системы обобщенных координат [Л. 4]

В работе [Л. 5] показано, что при применении криволинейных сеток, приближенно совпадающих с картиной поля, количество ячеек может быть значительно сокращено. В настоящей работе будем полагать, что потенциал в исследуемой области (рис. 10) состоит из двух составляющих:

$$\varphi = \varphi' + \varphi'' \quad (8)$$

За φ' выберем потенциал точечного заряда, помещенного в начале координат, и назовем его главной составляющей. Сетку для численного расчета или моделирования подберем так, чтобы расчет по ней давал абсолютно точный результат при наличии только главной составляющей φ' . Назовем φ'' составляющей искажения. Она возникает из-за отличия поверхности цилиндра от сферы. При выборе формы сетки ее учитывать не будем. Поэтому вся погрешность расчета при такой сетке будет обусловлена только составляющей искажения φ'' .

В отличие от [Л. 5] будем искать преобразование координат в виде аналитического выражения, позволяющего вместо сетки произвольной формы получить равномерную.

а) Преобразование координат. Уравнение Лапласа в сферической системе координат (рис. 7) имеет следующий вид:

$$\Delta\varphi = \frac{1}{R^2} \frac{\partial}{\partial R} \left(R^2 \frac{\partial \varphi}{\partial R} \right) + \frac{1}{R^2 \sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \frac{\partial \varphi}{\partial \theta} \right) + \frac{1}{R^2 \sin^2 \theta} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \alpha^2} = 0. \quad (9)$$

Исследуем, какую форму примет уравнение (9) при замене независимой переменной R через R_1 . Будем считать, что старая и новая переменные в рассматриваемом интервале связаны взаимно-однозначной и непрерывной функцией

$$R_1 = R_1(R).$$

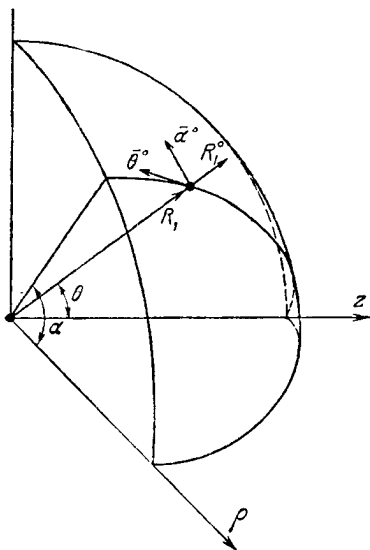


Рис. 7. Сферическая система координат.

Координаты θ и α составим без изменения, так как они периодичны и при исследовании полей в бесконечно протяженных областях могут без затруднений рассматриваться в конечном интервале.

Обозначим:

$$\frac{R}{R_1} = f_1(R); \quad \frac{\partial R_1}{\partial R} = f_2(R).$$

Тогда

$$\frac{\partial \varphi}{\partial R} = \frac{\partial \varphi}{\partial R_1} f_2(R); \quad R = R_1 f_1(R).$$

(10)

С учетом (10) уравнение Лапласа преобразуется в следующее:

$$\Delta \varphi = \frac{f_2(R)}{R_1^2 [f_1(R)]^2} \frac{\partial}{\partial R_1} \times \\ \times \left\{ R_1 [f_1(R)]^2 f_2(R) \frac{\partial \varphi}{\partial R_1} \right\} +$$

$$+ \frac{1}{R_1^2 [f_1(R)]^2 \sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \frac{\partial \varphi}{\partial \theta} \right) + \frac{1}{R_1^2 [f_1(R)]^2 \sin^2 \theta} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \alpha^2} = 0.$$

После умножения на $\frac{[f_1(R)]^2}{f_2(R)}$ получаем:

$$\frac{1}{R_1^2} \frac{\partial}{\partial R_1} \left\{ R_1^2 [f_1(R)]^2 f_2(R) \frac{\partial \varphi}{\partial R_1} \right\} + \frac{1}{R_1^2 f_2(R) \sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \frac{\partial \varphi}{\partial \theta} \right) + \\ + \frac{1}{R_1^2 f_2(R) \sin^2 \theta} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \alpha^2} = 0.$$

Введем обозначения:

$$\left. \begin{aligned} \varepsilon_R &= [f_1(R)]^2 f_2(R); \\ \varepsilon_\theta &= \varepsilon_\alpha = \frac{1}{f_2(R)}. \end{aligned} \right\} \quad (11)$$

Окончательно получаем уравнение для неоднородно-анизотропной среды со сферической криволинейной анизотропией:

$$\frac{1}{R_1^2} \frac{\partial}{\partial R_1} \left(R_1^2 \varepsilon_R \frac{\partial \varphi}{\partial R_1} \right) + \frac{1}{R_1^2 \sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \varepsilon_\theta \frac{\partial \varphi}{\partial \theta} \right) + \frac{\varepsilon_\alpha}{R_1^2 \sin^2 \theta} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \alpha^2} = 0. \quad (12)$$

Проницаемость (или проводимость) такой среды выражается аффинным ортогональным тензором второго ранга:

$$\tilde{\varepsilon} = \begin{vmatrix} \varepsilon_R & 0 & 0 \\ 0 & \varepsilon_\theta & 0 \\ 0 & 0 & \varepsilon_\alpha \end{vmatrix}.$$

Главные оси анизотропии взаимно-перпендикулярны (тензор симметричен) и совпадают с направлениями ортов сферической системы координат (тензор имеет только диагональные составляющие). Каждая составляющая проницаемости $\varepsilon_R, \varepsilon_\theta, \varepsilon_\alpha$ является функцией только радиуса.

Уравнение после преобразования по-прежнему осталось эллиптическим, что вполне согласуется с известными положениями математической физики о замене независимых переменных в дифференциальных уравнениях в частных производных [Л. 6].

Выберем преобразующую функцию $R_1 = \frac{1}{R}$, которой соответствует

$$f_1(R) = R^2 = \frac{1}{R_1^2}; \quad f_2(R) = -\frac{1}{R^2} = -R_1^2;$$

$$\varepsilon_R = [f_1(R)]^2 f_2(R) = -\frac{1}{R_1^2}; \quad \varepsilon_\theta = \varepsilon_\alpha = \frac{1}{f_2(R)} = -\frac{1}{R_1^2}.$$

Проницаемости во всех направлениях в нашем случае получились одинаковыми: $\varepsilon_R = \varepsilon_\theta = \varepsilon_\alpha = -\frac{1}{R_1^2}$, т. е. в итоге инвер-

сии мы имеем уже изотропную, но неоднородную среду, поле в которой описывается дифференциальным уравнением

$$\frac{1}{R_1^2} \frac{\partial}{\partial R_1} \left(R_1^2 \frac{1}{R_1^2} \frac{\partial \varphi}{\partial R_1} \right) + \frac{1}{R_1^2 \sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\frac{\sin \theta}{R_1^2} \frac{\partial \varphi}{\partial \theta} \right) + \frac{1}{R_1^4 \sin^2 \theta} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \alpha^2} = 0,$$

или после элементарных преобразований

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial R^2} + \frac{1}{R^2} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \theta^2} + \frac{\operatorname{ctg} \theta}{R^2} \frac{\partial \varphi}{\partial \theta} + \frac{1}{R_1^2 \sin^2 \theta} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \alpha^2} = 0. \quad (13)$$

Если рассматриваемое поле плоскомеридианное, то последнее слагаемое уравнения (8) обращается в нуль, и получаем дифференциальное уравнение:

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial R^2} + \frac{1}{R^2} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \theta^2} + \frac{\operatorname{ctg} \theta}{R^2} \frac{\partial \varphi}{\partial \theta} = 0. \quad (14)$$

Уравнение (14), кроме указанного выше вывода, может быть получено по крайней мере еще двумя путями. Первый путь заключается в том, что уравнение Лапласа в цилиндрической системе координат при симметрии вращения можно записать в виде:

$$\frac{\partial}{\partial \rho} \left(\rho \frac{\partial \varphi}{\partial \rho} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(\rho \frac{\partial \varphi}{\partial z} \right) = 0, \quad (15)$$

который соответствует уравнению плоскопараллельного поля в неоднородной среде:

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(\varepsilon \frac{\partial \varphi}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\varepsilon \frac{\partial \varphi}{\partial y} \right) = 0. \quad (16)$$

Роль переменной проницаемости играет радиус ρ . Для уравнений типа (16) применимо конформное преобразование области, частным случаем которого является инверсия. Конформное преобразование применялось П. М. Егоровым при разработке нового метода моделирования плоскомеридианных полей [Л. 7]. Подобные указания имеются в сборнике [Л. 8].

Другой путь состоит в применении квазиконформных отображений [Л. 9] и [Л. 10]. Уравнению типа (16) соответствует система эллиптических уравнений первого порядка

$$\varepsilon \frac{\partial \Phi}{\partial x} = \frac{\partial \Psi}{\partial y}; \quad \varepsilon \frac{\partial \Phi}{\partial y} = - \frac{\partial \Psi}{\partial x},$$

которая остается инвариантной при замене независимых переменных другими, связанными с первыми условиями Коши-Римана.

б) Вывод разностных соотношений. Составим разностное уравнение, соответствующее дифференциальному уравнению (13). Для этого обратимся к рис. 8 и разложим функцию φ в соседних с O точках в ряд Тейлора:

$$\left. \begin{aligned} \varphi_1 = \varphi(R_0 + a_1) &= \varphi_0 + a_1 \varphi_R + \frac{a_1^2}{2} \varphi_{RR} + \dots, \\ \varphi_3 = \varphi(R_0 - a_3) &= \varphi_0 - a_3 \varphi_R + \frac{a_3^2}{2} \varphi_{RR} + \dots, \\ \varphi_2 = \varphi(b_0 + \delta_2) &= \varphi_0 + \delta_2 \varphi_\theta + \frac{\delta_2^2}{2} \varphi_{\theta\theta} + \dots, \\ \varphi_4 = \varphi(b_0 - \delta_4) &= \varphi_0 - \delta_4 \varphi_\theta + \frac{\delta_4^2}{2} \varphi_{\theta\theta} + \dots \end{aligned} \right\} \quad (17)$$

$$\left. \begin{aligned} \varphi_5 = \varphi(\alpha_0 + \gamma_5) &= \varphi_0 + \gamma_5 \varphi_\alpha + \frac{\gamma_5^2}{2} \varphi_{\alpha\alpha} + \dots, \\ \varphi_6 = \varphi(\alpha_0 - \gamma_6) &= \varphi_0 - \gamma_6 \varphi_\alpha + \frac{\gamma_6^2}{2} \varphi_{\alpha\alpha} + \dots \end{aligned} \right\} \quad (18)$$

Здесь численные индексы обозначают точку, к которой данная величина относится, а буквенные — ту переменную, по которой производится дифференцирование в точке O .

... Ограничимся первым и вторым членами разложения и рассмотрим выражения (17) и (18) как систему уравнений относительно производных φ . Шаг сетки положим равномерным:

$$a_1 = a_3 = a; \quad \delta_2 = \delta_4 = \delta; \quad \gamma_5 = \gamma_6 = \gamma,$$

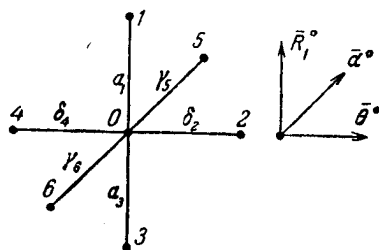


Рис. 8. К расчету методом сеток по формуле (21).

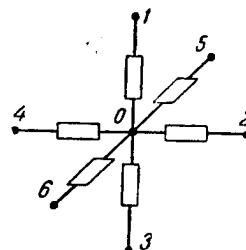


Рис. 9. Эквивалентная схема элемента объема.

а радиус выразим в относительных единицах:

$$J = \frac{R_1}{a},$$

Тогда получим разностные выражения для частных производных:

$$\left. \begin{aligned} \varphi_{RR} &= \frac{\varphi_1 + \varphi_2 - 2\varphi_0}{a^2}; \quad \varphi_R = \frac{\varphi_1 - \varphi_3}{2a}; \quad \varphi_{\theta\theta} = \frac{\varphi_2 + \varphi_4 - 2\varphi_0}{\delta^2}; \\ \varphi_\theta &= \frac{\varphi_2 - \varphi_4}{2\delta}; \quad \varphi_{\alpha\alpha} = \frac{\varphi_5 + \varphi_6 - 2\varphi_0}{\gamma^2}; \quad \varphi_\alpha = \frac{\varphi_5 - \varphi_3}{2\gamma}. \end{aligned} \right\} \quad (19)$$

Подставляя найденные значения (19) в уравнение (13), получим расчетную формулу, связывающую потенциалы точек 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 при $\theta \neq 0$:

$$\begin{aligned} 2 \left[1 + \frac{1}{(J\delta)^2} + \frac{1}{(J\gamma \sin \theta)^2} \right] \varphi_0 &= \varphi_1 + \varphi_3 + \frac{1}{(J\delta)^2} \left(1 + \frac{\delta}{2} \operatorname{ctg} \theta \right) \varphi_2 + \\ &+ \frac{1}{(J\delta)^2} \left(1 - \frac{\delta}{2} \operatorname{ctg} \theta \right) \varphi_4 + \frac{\varphi_5 + \varphi_3}{(J\gamma \sin \theta)^2}, \end{aligned} \quad (20)$$

или более кратко:

$$(k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6) \varphi_0 = k_1 \varphi_1 + k_3 \varphi_3 + k_2 \varphi_2 + k_4 \varphi_4 + k_5 \varphi_5 + k_6 \varphi_6. \quad (21)$$

Выражение (21) соответствует связи между потенциалами узлов элементарной ячейки пространственной сетки электрических сопротивлений (рис. 9), если под k_i подразумевать величины, пропорциональные проводимостям соответствующих ветвей $k_i = \frac{c}{r_i}$. Поэтому формула (20) может найти разнообразное применение:

1) при численном расчете методом сеток трехмерных полей, в частности для составления программ при работе на больших цифровых вычислительных машинах;

2) при расчете элементов сеток из электрических сопротивлений для моделей трехмерных полей; сетка дискретных сопро-

тивлений может представлять всю исследуемую область или только часть ее.

В случае симметрии вращения поле описывается уравнением (14), которому соответствует также сокращенное по сравнению с (20) разностное соотношение:

$$2 \left[1 + \frac{1}{(J\delta)^2} \right] \varphi_0 = \varphi_1 + \varphi_3 + \frac{1}{(J\delta)^2} \left(1 + \frac{\delta}{2} \operatorname{ctg} \theta \right) \varphi_2 + \frac{1}{(J\delta)^2} \left(1 - \frac{\delta}{2} \operatorname{ctg} \theta \right) \varphi_4. \quad (22)$$

Особого рассмотрения требуют точки на оси вращения z , так как для них $\theta = 0$ и $\operatorname{ctg} \theta$ в формулах (20) и (22) обращается в бесконечность. Следовательно, необходимо преобразовать исходное дифференциальное уравнение (14).

Для точек на оси вращения производная от φ в направлении, перпендикулярном к оси вращения, должна равняться нулю, так как она не может быть одновременно конечной во всех направлениях α . Таким образом, $\operatorname{ctg} \theta \frac{\partial \varphi}{\partial \eta}$ при $\theta = 0$ превращается в неопределенность, которую раскрываем, применяя правило Лопиталя:

$$\lim_{\theta \rightarrow 0} \left(\operatorname{ctg} \theta \frac{\partial \varphi}{\partial \eta} \right) = \lim_{\theta \rightarrow 0} \frac{\frac{\partial \varphi}{\partial \theta}}{\operatorname{tg} \theta} \left(\frac{\frac{\partial^2 \varphi}{\partial \theta^2}}{\frac{1}{\cos^2 \theta}} \right)_{\theta=0} = \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \theta^2}.$$

Уравнение (14) преобразуется при этом в следующее:

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial R_1^2} + \frac{2}{R_1^2} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial \theta^2} = 0. \quad (23)$$

Соответствующее разностное уравнение будет:

$$2 \left[1 + \frac{2}{(J\delta)^2} \right] \varphi_0 = \varphi_1 + \varphi_3 + \frac{4}{(J\delta)^2} \varphi_2. \quad (24)$$

Естественно, что выражения (22) и (24) также могут использоваться как при численном расчете, так и при моделировании. В частности, наиболее интересующую нас часть плоскомеридианного поля можно моделировать в электролитической ванне с наклонным дном. Более удаленную область, уходящую за пределы ванны, обычно никак не учитывают, что вызывает определенные погрешности. Если необходимо устранить эти погрешности, то возможен следующий путь. Внешнюю область путем инверсии отображаем во внутреннюю, а затем по предложению И. М. Тетельбаума заменяем сеткой электрических сопротивлений. Другими словами, сетка сопротивлений является приставкой к плоскомеридианной ванне, а сама ванна — неискажающей.

Устранение искажений стенок объемных электролитических ванн выполнить принципиально таким же путем.

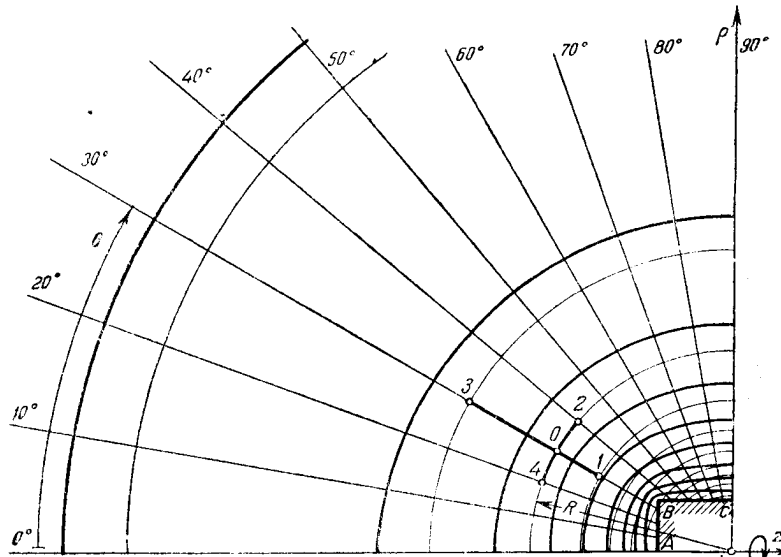


Рис. 10. Картина электрического поля заряженного цилиндрического электрода с отношением диаметра к длине 2:3 в действительной меридианной плоскости.

в) *Пример расчета.* Требуется решить внешнюю задачу Дирихле для конечного цилиндра с соотношением диаметра к длине 2:3 (рис. 10). Предположим, что поверхность цилиндра имеет постоянный потенциал 100 в, а бесконечно удаленная точка 0. Цилиндр такой конфигурации невыгодно рассчитывать методом средних потенциалов из-за малой относительной длины.

После инверсии в любой из меридианных плоскостей вместо прямоугольного контура цилиндра ABC (рис. 10) получаем контур $A_1B_1C_1$ (рис. 11) состоящий из двух дуг окружностей. В инверсной плоскости принимаем равномерный шаг сетки. В действительной плоскости (рис. 10) шаг по радиусу получается неравномерным и соответствует расстояниям между эквипотенциалами точечного заряда, помещенного в начале координат.

Для каждого узла сетки справедливо уравнение (22) либо (24). Для узлов сетки вблизи грани цилиндра применимо разностное соотношение при неравномерном шаге сетки в инверсной плоскости, полученное из (14) и (17) аналогичным образом, как и (20):

$$\left[\frac{1}{a_1 a_3} + \frac{1}{R_1^2 \delta_2 \delta_4} \left(1 + \frac{\delta_4 - \delta_2}{2} \operatorname{ctg} \theta \right) \right] \varphi_0 = \frac{\varphi_1}{a_1 (a_1 + a_3)} + \frac{\varphi_3}{a_3 (a_1 + a_3)} + \frac{1 + \frac{\delta_4}{2} \operatorname{ctg} \theta}{R_1^2 \delta_2 (\delta_2 + \delta_4)} \varphi_2 + \frac{1 - \frac{\delta_2}{2} \operatorname{ctg} \theta}{R_1^2 \delta_4 (\delta_2 + \delta_4)} \varphi_4. \quad (25)$$

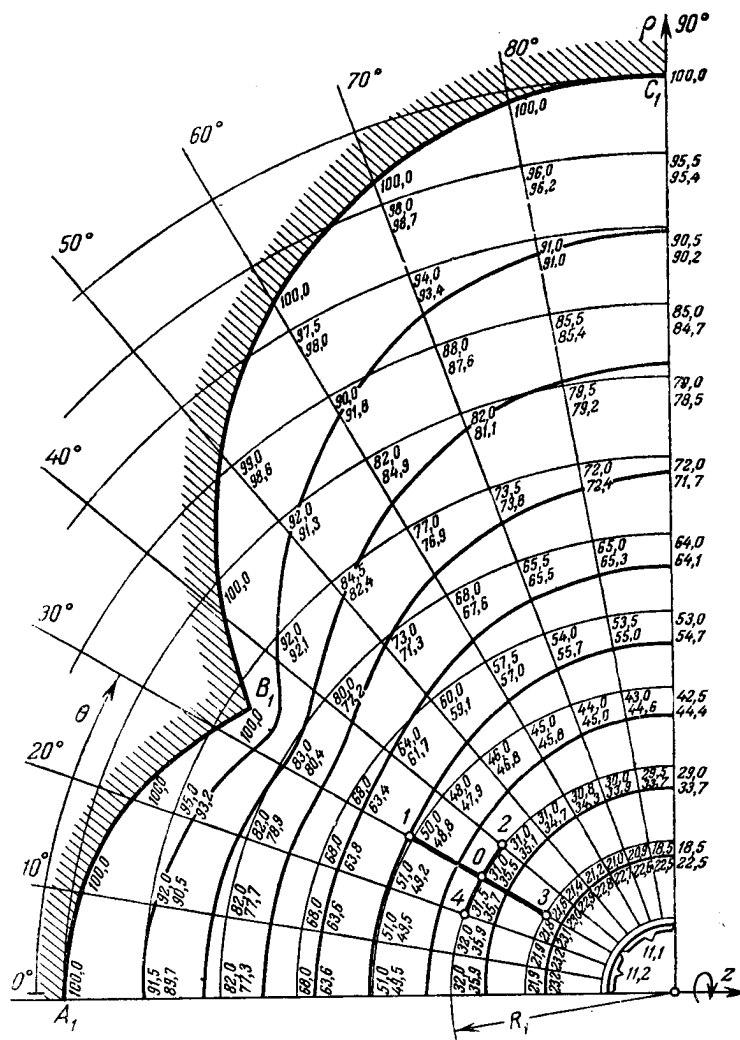


Рис. 11. Картина поля в инверсной меридианной плоскости, соответствующая рис. 10.

В итоге получаем систему линейных алгебраических уравнений с числом неизвестных, равным числу узлов, в нашем случае 86. Система уравнений приближенно решена методом итераций. Начальные значения потенциалов получены моделированием в электролитической ванне и приведены в рис. 11 (верхняя цифра около каждого узла сетки). Результаты расчета, который велся с точностью до третьего знака, также показаны на рис. 11 (нижняя цифра около каждого узла).

Семейство эквипотенциалей в инверсной плоскости показано на рис. 11, а после обратного преобразования — на рис. 10.

При расчете необходимо вычисление коэффициентов влияния k_j (21) для каждого узла сетки. Чертить картину поля в инверсной плоскости не обязательно, это можно делать непосредственно в действительной плоскости. Точки 0, 1, 2, 3, 4 на рис. 10 и 11 эквивалентны друг другу. Поэтому разностные уравнения (22), (24) и (25) можно получить и иным путем, не прибегая к преобразованию координат. Однако преобразованием координат удобно пользоваться ввиду геометрической наглядности и ясного физического смысла. Как видно из сравнения рис. 10 и 11, поле в инверсной плоскости получилось более равномерным, и возможные отклонения более заметны.

Выводы

1. Уточненный расчет сопротивления растеканию одиночного трубчатого заземлителя рекомендуется производить по формулам (5) и (7) и при необходимости учитывать поправку A по формуле (6).

2. Поправка A к сопротивлению растеканию в диапазоне изменения радиуса $0,001 \leq \frac{r}{l} \leq 0,1$ меняется в пределах 0,58 до 7% и меньше 1% при $\frac{r}{l} < 0,003$ (рис. 4).

3. Уточненный метод средних потенциалов удобен для определения сопротивления растеканию электродов такой формы, для которой легко подобрать эквивалентную систему зарядов, например, длинных цилиндров.

4. Инверсия в пространстве сводит внешнюю задачу Дирихле к внутренней и позволяет более рационально производить вычисления методом сеток.

5. Разностное уравнение (20) может быть полезным при проектировании приставки к объемной или плоскомеридианной электрической ванне в виде сетки электрических сопротивлений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Л. Р. Нейман и П. Л. Калантаров, Теоретические основы электротехники, ч. III, ГЭИ, 1954.
2. A. Weiss, Übersicht über die theoretische Elektrotechnik, ч. I, Leipzig, 1954.
3. Tables of inverse hyperbolic functions, Cambridge.
4. Л. И. Гутенмахер, Электрические модели, Изд. АН СССР, 1949.
5. L. Tasny-Tschassny, Nets composed of parts of circles for approximate solution of field problems, Austral. J. Phys., т. 8, 1955, № 1, стр. 8—29.
6. Э. Гурса, Курс математического анализа, т. III, ч. I, ГТТИ, 1933.
7. П. М. Егоров, Экспериментальное исследование электрических и магнитных полей посредством конформно преобразованных моделей, диссертация, Харьков, 1955.
8. Construction and applications of conformal maps, Washington, 1952.
9. Л. И. Волковыский, Квазиконформные отображения, Львов, 1954.
10. Б. В. Шабат, Об обобщенных решениях одной системы уравнений в частных производных, Матем. сборник, т. 17 (59), 1945, № 2.

**ЭЛЕКТРОДИНАМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ
В ФЕРРОМАГНИТНОМ ТЕЛЕ,
ХАРАКТЕРИЗУЕМОМ ПРЯМОУГОЛЬНОЙ ПЕТЛЕЙ
ГИСТЕРЕЗИСА**

Канд. техн. наук, доцент Б. М. Фрадкин

Ранее [Л. 1—3] были рассмотрены электродинамические процессы в таких ферромагнитных телах, характеризующихся прямоугольной петлей гистерезиса, когда можно не учитывать размагничивающего действия поверхности тела. Кроме того, исследован процесс перемагничивания тела сферической формы в аperiodическом поле [Л. 4].

Воздействие синусоидального магнитного поля на шар было подробно рассмотрено для случая отсутствия потерь на гистерезис [Л. 5] и для случая учета потерь на гистерезис в слабых полях [Л. 6].

Некоторые практические случаи применения ферромагнитных тел в сильных полях, а также общие вопросы теории динамики намагничивания приводят к необходимости исследования процессов в таких телах, характеризующихся прямоугольной петлей гистерезиса. В настоящей работе рассматриваются электромагнитные процессы в однородном ферромагнитном шаре, помещенном в сильное переменное магнитное поле.

Очевидно, что переходный режим будет зависеть от того магнитного состояния, в котором шар находился к началу процесса. Ниже рассмотрены процессы в шаре при двух начальных условиях:

- а) к началу процесса шар был полностью намагничен в направлении отрицательной оси z ;
- б) к началу процесса шар был полностью размагничен; определение полностью размагниченного состояния для тела, характеризующегося прямоугольной петлей гистерезиса, будет дано ниже.

1. Предварительно намагниченный шар

В работе [Л. 4] было показано, что перемагничивание предварительно намагниченного шара (радиуса R) связано с продвижением цилиндрической границы радиуса r (рис. 2) раз-

ниченных областей от периферии к центру шара под воздействием постоянного внешнего поля напряженности H_e .

Для скорости движения границы (в относительных единицах) получено выражение

$$\frac{dx}{dt'} = - \frac{K^3 - (1 - x^2)^{3/2}}{x \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]}, \quad (1)$$

где $x = \frac{r}{R}$;

$t' = tb$ — относительное время;

t — время;

$$b = \frac{2J}{3\gamma R^2 B_{ск}}; \quad (2)$$

J — намагниченность вещества;

γ — электрическая проводимость;

$B_{ск}$ — скачок вектора магнитной индукции при напряженности поля, равной коэрцитивной силе H_c (прямоугольная петля гистерезиса);

$$K^3 = \frac{1}{2} + \frac{3\Delta H}{2J};$$

$$\Delta H = H_e - H_c. \quad (3)$$

Пусть внешнее поле изменяется по закону

$$H_e = H_0 \sin \omega t. \quad (4)$$

Тогда для скорости (в относительных единицах) движения фронта волны получим выражение

$$\frac{dx}{dt'} = - \frac{\frac{3}{2} \left(\frac{H_0}{J} \sin \omega' t' - \frac{H_c}{J} \right) + \frac{1}{2} - (1 - x^2)^{3/2}}{x \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]}. \quad (5)$$

Здесь вводится относительная угловая частота:

$$\omega' = \frac{1}{b} \omega. \quad (6)$$

Дифференциальное уравнение (5) не принадлежит к известным видам интегрируемых уравнений. Таким образом, если задача о ферромагнитном шаре во внезапно возникшем сильном постоянном поле [Л. 4] привела к интегралу, не выражаемому известными функциями, то задача о шаре в сильном синусоидальном поле приводит к дифференциальному уравнению, которое не может быть решено в известных функциях. Поэтому ре-

шение дифференциального уравнения (5) производится численными методами.

Выражение (5) можно рассматривать как зависимость положения фронта волны (а следовательно, и скорости) от времени. При этом параметрами являются $\frac{H_0}{J}$; $\frac{H_c}{J}$ и ω' . Введение относительных единиц сокращает число параметров.

Произведен расчет для предварительно намагниченного шара при следующих значениях параметров: $\frac{H_0}{J} = 1$; $\frac{H_c}{J} = \frac{1}{10\,000}$; ω' равна от 1 до 1000.

Для численного решения дифференциального уравнения применен метод Эйлера. При этом независимой переменной считаем x , а приращение Δx берем в пределах от 0,01 до 0,05.

а) *Первый полупериод.* Начальными условиями для первого полупериода считаем $x=1$, $t=0$ и шар полностью намагничен в направлении, обратном внешнему полю (для первого полупериода).

На рис. 1 построены динамические характеристики $\frac{dx}{dt'}$ для первого полупериода. При одной и той же амплитуде напряженности внешнего поля эти характеристики в зависимости от частоты ω' можно разбить на две группы. При „низкой“ частоте шар успевает в течение полупериода полностью перемагнититься. При этом процесс начинается ($x=1$) и заканчивается ($x=0$) бесконечно большой скоростью движения фронта волны. При „высокой“ частоте шар не успевает в течение полупериода полностью перемагнититься и процесс начинается с бесконечно большой скорости, а заканчивается нулевой скоростью при некотором значении x ($0 < x < 1$), зависящем от частоты. Чем выше частота, тем на меньшую глубину перемагнитится шар в течение полупериода.

В связи с тем, что перед остановкой фронта волны перемагничивания (при „высокой“ частоте) скорость мала, то при определении момента времени, соответствующего остановке фронта, может быть допущена существенная погрешность, если этот момент определять в процессе численного решения уравнения (5). Этот момент времени (t'_0) можно определить непосредственно из

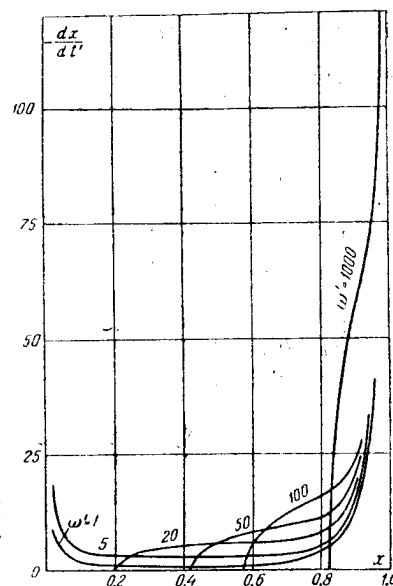


Рис. 1. Динамические характеристики. Первый полупериод.

уравнения (5), исходя из того факта, что при этом (в точке $x = x_0$) скорость становится равной нулю. Тогда

$$t'_0 = \frac{1}{\omega'} \arcsin \left\{ \frac{1}{3} \frac{J}{H_0} \left[2(1 - x_0^2)^{3/2} - 1 + \frac{3H_c}{J} \right] \right\}. \quad (7)$$

В случае предельной частоты, когда шар только успевает перемагнититься ($x_0 = 0$):

$$t'_0 = \frac{1}{\omega'} \arcsin \left[\frac{1}{3} \frac{J}{H_0} \left(1 + \frac{3H_c}{J} \right) \right]. \quad (8)$$

Очевидно, что в (7) и (8) значения t'_0 должны выбираться соответствующими углу $\omega' t'_0$, большему $\frac{\pi}{2}$.

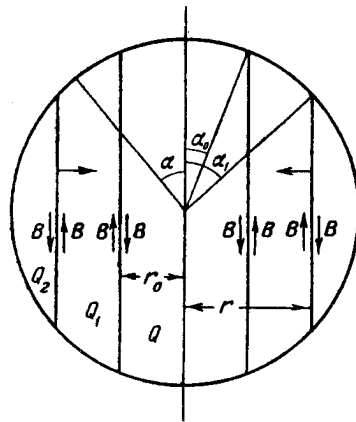


Рис. 2. Области намагничивания шара во втором полупериоде.

Поэтому (при $x = 1$)

$$\frac{3}{2} \left(\frac{H_0}{J} \sin \omega' t' - \frac{H_c}{J} \right) + \frac{1}{2} > 0, \quad (9)$$

или

$$t' > \frac{1}{\omega'} \arcsin \left(\frac{H_c}{H_0} - \frac{J}{3H_0} \right). \quad (10)$$

Если в первом полупериоде шар не полностью перемагнитился, то протекание процесса во втором полупериоде уже не будет характеризоваться уравнением (5). Поэтому для этого случая должно быть получено новое уравнение.

В рассматриваемом случае весь объем шара в некоторый момент процесса состоит из трех областей: Q , Q_1 и Q_2 (рис. 2).

б) Второй полупериод. Протекание процесса перемагничивания во втором полупериоде зависит от того, до какой глубины шар перемагнитится в предшествующем полупериоде.

Если в первом полупериоде шар полностью перемагнитился, то во втором полупериоде процесс будет протекать согласно уравнению (5), считая при этом, что начало счета времени сдвинуто на половину периода. Начальные условия определяются из того положения, что процесс может начаться и существовать при отрицательной скорости $\left(\frac{dx}{dt}\right)$ движения фронта перемагничивания.

В соответствии с этим условием поворота вектора магнитной индукции [Л. 4] на границе между областями Q_1 и Q_2 запишется в виде:

$$H_e = H_1 + H_2 - H_3 - H_T = H_c, \quad (11)$$

где H_1 , H_2 , H_3 обусловлены поляризацией областей соответственно Q , Q_1 и Q_2 и H_T обусловлена вихревыми токами. Как было показано ранее [Л. 4], H_T , H_1 и H_3 определяются выражениями:

$$H_1 = \frac{J}{3} (1 - \cos^3 \alpha_1), \quad (12)$$

$$H_3 = \frac{J}{3} \cos^3 \alpha_0 \quad (13)$$

и

$$H_T = \frac{\gamma B_{ck} r}{R} \frac{dr}{dt} \left[R \ln \frac{R + (R^2 - r^2)^{1/2}}{r} - (R^2 - r^2)^{1/2} \right], \quad (14)$$

а величина H_2 определяется аналогично H_1 :

$$H_2 = \frac{J}{2\pi} \int_{\alpha=\alpha_0}^{\alpha=\alpha_1} \int_{\varphi=0}^{\varphi=2\pi} \cos^2 \alpha \sin \alpha \, d\varphi \, d\alpha = \frac{J}{3} (\cos^3 \alpha_0 - \cos^3 \alpha_1). \quad (15)$$

Решая совместно уравнения (11), (12), (13), (14) и (15), получим выражение для скорости движения фронта волны переманичивания в шаре, имевшем две разно намагниченные области к началу процесса:

$$\frac{dx}{dt'} = - \frac{\frac{3\Delta H}{2J} + (1 - x_0^2)^{3/2} - \frac{1}{2} - (1 - x^2)^{3/2}}{x \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]}. \quad (16)$$

Естественно, что при $x_0 = 0$ (16) превращается в (1).

Выражение (16) справедливо для любой функции $H_e(t)$ до тех пор, пока не изменится число областей. При синусоидальном внешнем поле выражение (16) для рассматриваемого случая второго полупериода принимает вид:

$$\frac{dx}{dt'} = - \frac{\frac{3}{2} \left(\frac{H_0}{J} \sin \omega' t' - \frac{H_c}{J} \right) + (1 - x_0^2)^{3/2} - \frac{1}{2} - (1 - x^2)^{3/2}}{x \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]}. \quad (17)$$

Это уравнение мы будем называть уравнением второго полупериода в отличие от (5), которое мы называем уравнением первого полупериода.

Начальные условия, как и выше, определяются из соотношения:

$$\frac{dx}{dt'} < 0,$$

откуда
$$t' = \frac{1}{\omega'} \arcsin \left[\frac{H_c}{H_0} - \frac{2J}{3H_0} (1 - x_0^2)^{3/2} + \frac{J}{3H_0} \right]. \quad (18)$$

Динамические характеристики для второго полупериода построены на рис. 3, а. Они имеют тот же характер, что и для первого полупериода. Однако если в первом полупериоде шар перемагнитился не до конца (при соответствующей частоте), а до некоторого значения $x = x_0$, то во втором полупериоде он перемагнитится до значения $x = x_1$, причем $x_1 > x_0$. Это объясняется тем, что начальные условия для первого и второго полупериодов неодинаковы. Момент времени t'_1 , соответствующий $x = x_1$, определяется, как и выше, из условия, что при этом $\frac{dx}{dt'} = 0$, так что

$$t'_1 = \frac{1}{\omega'} \arcsin \left\{ \frac{J}{3H_0} \left[2(1 - x_1^2)^{3/2} - 2(1 - x_0^2)^{3/2} + 1 + \frac{3H_c}{J} \right] \right\}. \quad (19)$$

в) Третий и следующие полупериоды. Для тех частот, при которых во втором полупериоде шар полностью перемагнитился,

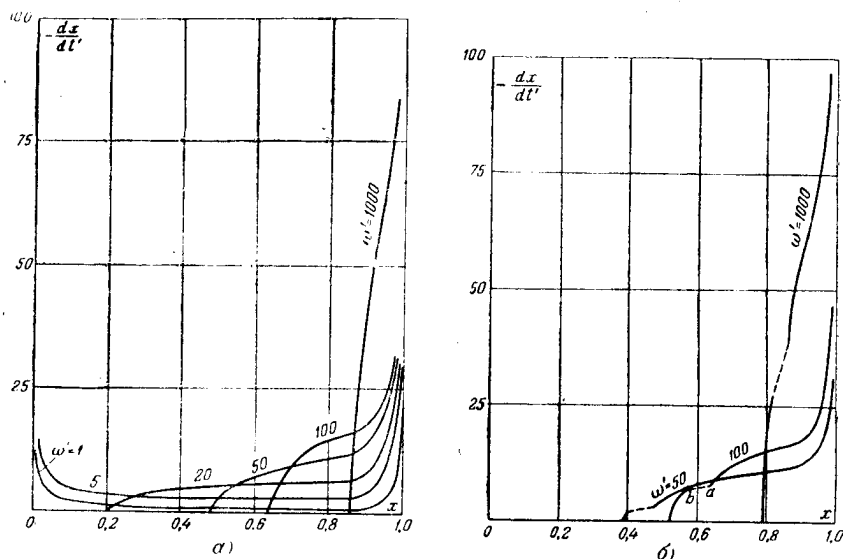


Рис. 3. Динамические характеристики.
а — второй полупериод; б — третий полупериод.

уравнение и начальные условия будут теми же, что и во втором полупериоде. Следовательно, все последующие полупериоды будут повторять второй, в котором, таким образом, процесс является установившимся.

Для «высоких» частот, при которых шар во втором полупериоде перемагнитился до $x=x_1$, протекание процесса в третьем полупериоде будет характеризоваться наличием четырех областей намагничивания: $Q(0-x_0)$, $Q_1(x_0-x_1)$, $Q_2(x_1-x)$ и $Q_3(x-1)$. В соответствии с этим получено (аналогично тому, как это было проделано для второго полупериода) уравнение третьего полупериода:

$$\frac{dx}{dt'} = - \frac{\frac{3}{2} \left(\frac{H_0}{J} \sin \omega' t' - \frac{H_c}{J} \right) + \frac{1}{2} - (1-x_0^2)^{3/2} + (1-x_1^2)^{3/2} - (1-x^2)^{3/2}}{x \left[\ln \frac{1+(1-x^2)^{1/2}}{x} - (1-x^2)^{1/2} \right]}. \quad (20)$$

(Здесь начало счета времени сдвинуто еще на полпериода.)

Начальные условия при этом определяются выражением

$$t' = \frac{1}{\omega'} \arcsin \left[\frac{H_c}{H_0} + \frac{2J}{3H_0} (1-x_0^2)^{3/2} - \frac{2J}{3H_0} (1-x_1^2)^{3/2} - \frac{J}{3H_0} \right]. \quad (21)$$

Динамические характеристики для третьего полупериода построены на рис. 3,б (характеристики для частот, при которых процесс во втором полупериоде является установившимся, на рис. 3,б не нанесены, ибо они повторяли бы соответствующие на рис. 3,а).

Произведенные расчеты показали, что при высоких частотах в третьем полупериоде успевает перемагнититься не только область Q_2 , но и частично область Q . Поэтому до достижения фронтом волны $x=x_1$ (точка a на фиг. 3,б) процесс протекает согласно уравнению третьего полупериода. В момент времени, когда $x=x_1$, фронт волны начинает распространяться к центру шара от $x=x_0$ (точка b на фиг. 3,б) уже согласно уравнению первого полупериода (ибо осталось только две разно намагниченные области). Это приводит к тому, что в четвертом полупериоде процесс протекает согласно тем же уравнениям, что и во втором полупериоде (но при других начальных условиях). Расчет показал, что в дальнейшем четные полупериоды неустановившегося процесса протекают аналогично второму, а нечетные — аналогично третьему полупериодам.

2. Магнитный момент шара

Поскольку процесс перемагничивания в различных полупериодах неустановившегося режима протекает различно, то и магнитный момент шара будет иметь неодинаковое (в общем случае) выражение для различных полупериодов.

а) Первый полупериод. Магнитный момент M_2 , обусловленный поляризацией вещества при двух разно намагниченных областях представляется выражением [Л. 4]:

$$M_2 = m_2 M_0, \quad (22)$$

где

$$m_2 = 2(1-x^2)^{3/2} - 1,$$

и

$$M_0 = \frac{4}{3} \pi R^3 J. \quad (23)$$

Магнитный момент M_1 , обусловленный вихревыми токами, представляется выражением [Л. 4]

$$M_1 = \frac{1}{3} M_0 x \frac{dx}{dt'} (1 - x^2)^{3/2} = m_1 M_0. \quad (24)$$

Подставляя сюда $\frac{dx}{dt'}$ из (5), получим:

$$m_1 = -\frac{1}{3} (1 - x^2)^{3/2} \frac{\frac{3}{2} \left(\frac{H_0}{J} \sin \omega' t' - \frac{H_c}{J} \right) + \frac{1}{2} - (1 - x^2)^{3/2}}{\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2}}. \quad (25)$$

Таким образом, общий относительный магнитный момент в первом полупериоде представляется выражением

$$m = m_1 + m_2. \quad (26)$$

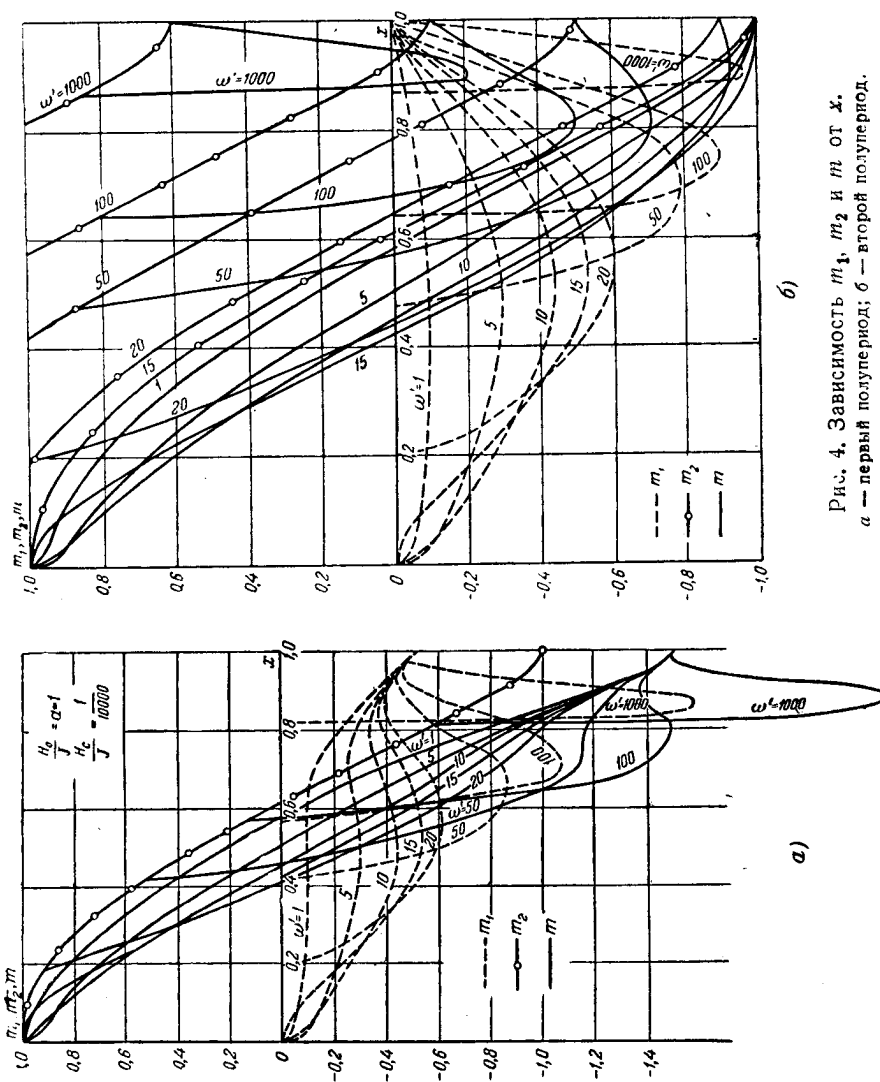
На рис. 4, а построены кривые зависимости m_1 , m_2 и m от положения фронта волны перемангничивания x для указанных выше частот. В соответствии с начальными условиями значение m_1 в начале процесса ($x = 1$) для всех частот определяется выражением

$$m_1|_{x=1} = -\frac{1}{2} \left(1 - \frac{3H_c}{J} \right). \quad (27)$$

Кривые m_1 имеют характерный минимум (максимум абсолютной величины), тем более ярко выраженный, чем выше частота. При всех частотах зависимость $m_2(x)$ выражается единой кривой.

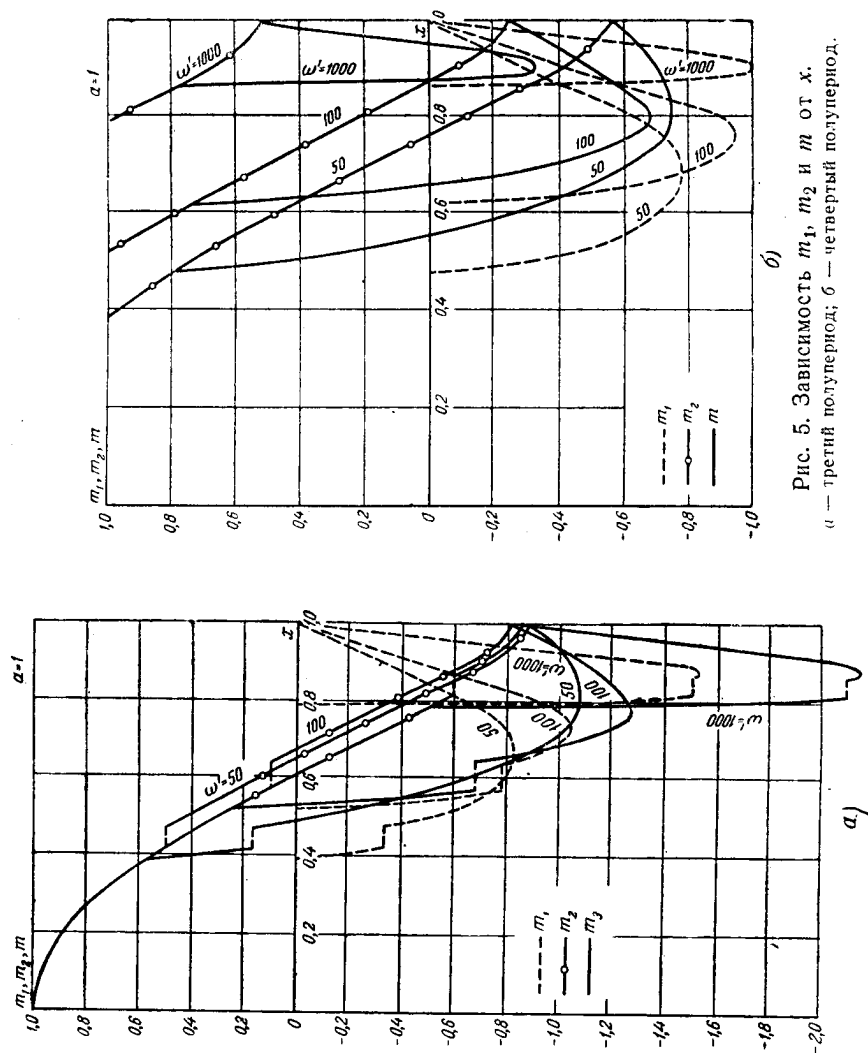
б) Второй полупериод. Если в первом полупериоде шар полностью перемангнитился, то во втором полупериоде зависимость m_2 от x будет выражаться уравнением (22). Если в первом полупериоде шар не полностью перемангнитится, то зависимость m_2 от x во втором полупериоде будет определяться наличием трех областей намагниченности (рис. 2). В соответствии с этим для m_2 получено выражение

$$m_2 = 2(1 - x^2)^{3/2} - 2(1 - x_0^2)^{3/2} + 1. \quad (28)$$



Выражение для m_1 при этом может быть получено, если использовать (17) в (24):

$$m_1 = - \frac{(1-x^2)^{3/2}}{3} \cdot \frac{\frac{3}{2} \left(\frac{H_0}{J} \sin \omega' t' - \frac{H_c}{J} \right) + (1-x_0^2)^{3/2} - \frac{1}{2} - (1-x^2)^{3/2}}{\ln \frac{1+(1-x^2)^{1/2}}{x} - (1-x^2)^{1/2}}. \quad (29)$$



Общий магнитный момент в этом случае представляется суммой выражений (28) и (29).

На рис. 4,б построены кривые зависимости m_1 , m_2 и m от x для второго полупериода. В отличие от первого полупериода m_1 при $x=1$ (начало процесса) теперь в соответствии с новыми начальными условиями имеет нулевое значение.

Зависимость $m_2(x)$ теперь уже не выражается единой кривой; для каждой «высокой» частоты, при которой в первом полупериоде шар не полностью перемagnetился, имеется своя кривая.

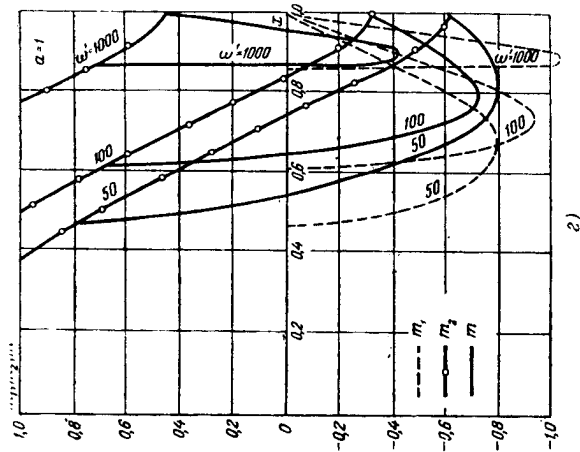
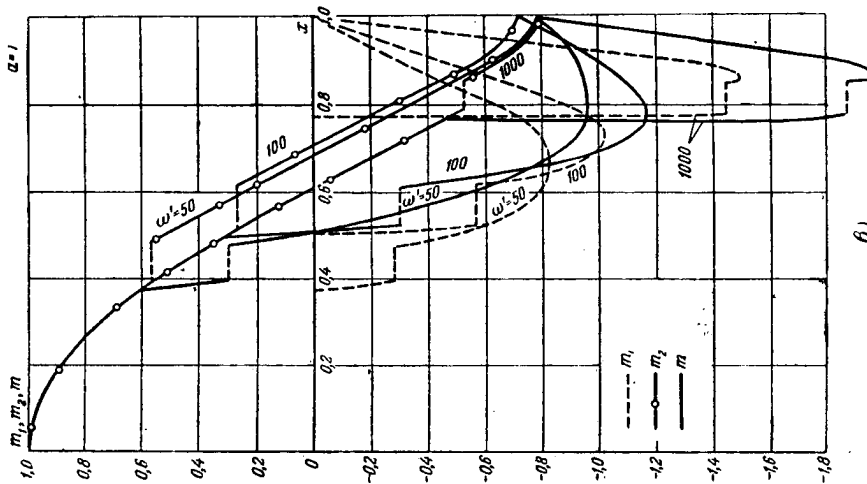


Рис. 5. Зависимость m_1 , m_2 и m от x :
а — пятый полупериод; з — шестой полупериод.



в) Третий и следующие полупериоды. В соответствии с тем, что было сказано о третьем полупериоде в предыдущем параграфе, получены выражения для m_1 и для m_2 :

$$m_1 = -\frac{(1-x^2)^{3/2}}{3} \times \frac{\frac{3}{2} \left(\frac{H_0}{J} \sin \omega' t' - \frac{H_c}{J} \right) + \frac{1}{2} - (1-x_0^2)^{3/2} + (1-x_1^2)^{3/2} - (1-x^2)^{3/2}}{\ln \frac{1+(1-x^2)^{1/2}}{x} - (1-x^2)^{1/2}}, \quad (30)$$

$$m_2 = 2(1-x^2)^{3/2} - 2(1-x_1^2)^{3/2} + 2(1-x_0^2)^{3/2} - 1. \quad (31)$$

Эти уравнения справедливы для $x_1 \leq x \leq 1$. Нетрудно видеть, что когда фронт волны достигает $x=x_1$, то эти условия вырождаются в уравнения (25) и (22) первого полупериода.

Кривые зависимости m_1 , m_2 и m от x для третьего полупериода построены на рис. 5,а.

Для следующих четных полупериодов справедливы уравнения второго полупериода, а для нечетных — третьего полупериода.

На рис. 5,б — построены кривые зависимости m_1 , m_2 и m от x для четвертого, пятого и шестого полупериодов.

Сравнение соответствующих кривых четвертого и шестого полупериодов показывает, что они лишь незначительно отли-

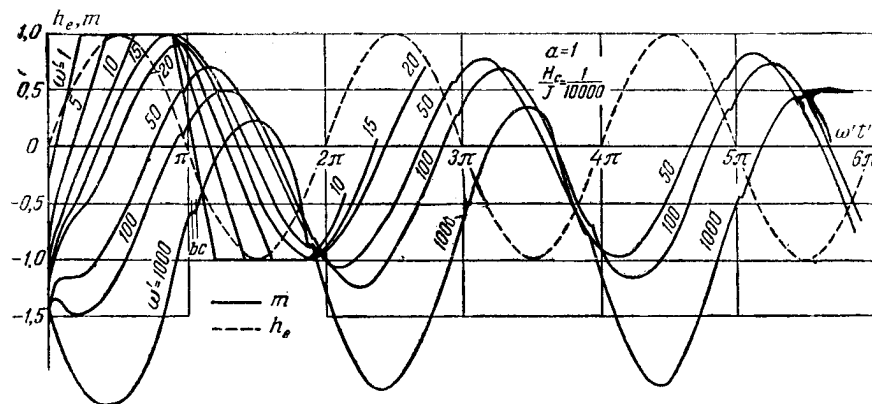


Рис. 6. Зависимость магнитного момента m от времени.

чаются друг от друга. Однако это не является показателем того, что процесс близок к установившемуся режиму. В данном случае это говорит об обратном: процесс медленно устанавливается; тем медленнее (в течение большего числа периодов), чем выше частота.

На рис. 6 построены кривые зависимости общего магнитного момента m от времени для тех же значений частоты, что и выше. Для удобства сравнения кривых они построены не в функции t' , а в функции $\omega' t'$. На этом же рисунке нанесена кривая напряженности внешнего поля (h_e).

При «низкой» частоте, когда весь шар успевает перемагнититься, эти кривые имеют вид трапеций. Чем ниже частота, тем в течение большей части периода момент имеет постоянное (максимальное) значение. При частоте, когда шар только успевает перемагнититься, и при более высоких частотах момент сохраняет постоянное значение (участок bc кривой для $\omega' = 1000$ и аналогичные участки других кривых) лишь в течение времени, необходимого для того, чтобы напряженность внешнего поля изменилась на $2H_c$. Это постоянное значение момента соответствует тому состоянию шара, когда фронт волны перемагничи-

вания (одного направления) уже остановился, а перемагничивание в другом направлении еще не началось, т. е. это значение момента обусловлено только поляризацией. Кроме того, в этом случае постоянное значение момента не является максимальным (по абсолютной величине), а общий момент за счет действия вихревых токов продолжает расти (от точки *C*), несмотря на то, что шар уже начал перемагничиваться в противоположном направлении.

Чем выше частота, тем больше магнитный момент в своем изменении отстает от внешнего поля. При достаточно больших частотах это отставание превышает четверть периода.

3. Зависимость магнитного момента шара от напряженности медленно изменяющегося внешнего поля

Под медленным изменением внешнего поля мы здесь понимаем такое изменение, когда можно пренебречь магнитным моментом, обусловленным вихревыми токами. Для этого случая была получена зависимость магнитного момента шара от напряженности внешнего поля [Л. 4] (при наличии двух областей намагниченности):

$$m = \frac{H_e - H_c}{J} \cdot 3. \quad (32)$$

Уравнения (28) и (31) определяют магнитный момент для случаев, когда состояние шара определяется соответственно тремя и четырьмя областями намагниченности. Вместе с уравнением (11) и аналогичным для четырех областей они приводят к зависимости (32).

Структура выражений (22), (28) и (31) дает возможность заключить, что при любом числе областей намагниченности зависимость m от H_e выражается уравнением (32). Чтобы представить зависимость $m(H_e)$ в одной системе координат как для возрастающей (знак $-$), так и для ниспадающей (знак $+$) ветвей петли (рис. 7), выражение (32) следует записать в виде:

$$m = \frac{H_e \mp H_c}{J} \cdot 3 \quad (-1 < m < 1). \quad (33)$$

Если, увеличивая внешнее поле, довести шар до некоторого состояния, соответствующего точке *K* (рис. 7), и после этого начать уменьшать внешнее поле, то процесс изобразится кривой *KLF*.

Прямоугольная петля гистерезиса отображает собой тот факт, что намагниченность вещества в точке не может быть сделана равной нулю. Однако средняя намагниченность такого вещества

ва даже в достаточно малом объеме может быть сделана равной нулю. Из предыдущего ясно, что для этого достаточно на тело воздействовать переменным полем низкой частоты с медленно убывающей амплитудой (что обычно и делают для размагничивания). Магнитный момент при этом будет изменяться по кривой $AB123456$ и т. д. до нуля. Образующиеся при этом разномангниченные области Q , Q_1 , Q_2 достаточно малой толщины с макро-

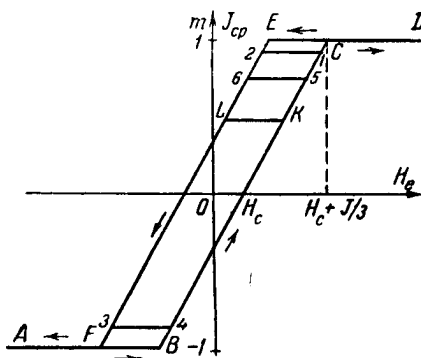


Рис. 7. Зависимость магнитного момента от напряженности медленно изменяющегося внешнего поля.

скопической точки зрения создают нулевую намагниченность. Такая структура размагниченного тела соответствует физическому содержанию, она аналогична доменной структуре ферромагнетиков.

4. Предварительно размагниченный шар

Рассмотрим теперь намагничивание шара из ферромагнетика, характеризуемого прямоугольной петлей гистерезиса, который к началу процесса был размагничен в указанном в предыдущем параграфе смысле. Определяя протекание процесса в этом случае, мы могли бы повторить рассуждения, проведенные для предварительно намагниченного шара при следующих особенностях. Так как в рассматриваемом случае область Q размагничена, то H_1 равна нулю. Кроме того, при продвижении фронта волны индукция теперь меняется не на величину $B_{ск}$, а на $1/2 B_{ск}$.

Учет этого приводит к следующему выражению для скорости движения фронта волны:

$$\frac{dx}{dt'} = - \frac{3 \frac{\Delta H}{J} - (1 - x^2)^{3/2}}{x \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]}. \quad (34)$$

Это выражение справедливо при любой зависимости H_e от t

(конечно, пока остаются лишь две области намагниченности и пока $\frac{dx}{dt'} < 0$).

Если до начала процесса ($t=0$, $x=1$) напряженность внешнего поля была равна нулю, а с момента $t=0$ она стала равной постоянной величине H_e , то, сравнивая выражения (34) и (1), можно сделать вывод, что процесс намагничивания (предварительно размагниченного шара) во внешнем поле H_e протекает с той же скоростью, как и процесс перемагничивания (предварительно намагниченного шара) во внешнем поле $H'_e = 2H_e - H_c - \frac{J}{3}$ (в частности, когда $H_e - H_c = \frac{J}{3}$, в обоих случаях равны и скорости и возбуждающие поля).

Поэтому нет необходимости вычислять и интегрировать выражение (34), а можно воспользоваться построенными ранее характеристиками [Л. 4], считая, что параметру K^3 этих характеристик теперь соответствует отношение $\frac{3\Delta H}{J}$.

Для синусоидального изменяющегося внешнего поля выражение (34) примет вид:

$$\frac{dx}{dt'} = - \frac{\frac{3}{J}(H_0 \sin \omega' t' - H_c) - (1 - x^2)^{3/2}}{x \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]}. \quad (35)$$

Следует отметить, что (35) характеризует протекание процесса лишь для первого полупериода. Если в первом полупериоде шар успевает полностью намагнититься („низкая частота“), то протекание процесса во втором полупериоде ничем не отличается от рассмотренного выше случая предварительно намагниченного шара. Если же в первом полупериоде шар не успевает полностью намагнититься („высокая частота“), то выражение для скорости движения фронта волны во втором полупериоде может быть получено аналогично тому, как это было сделано выше. При этом (начало счета времени для второго полупериода мы сдвигаем на половину периода):

$$\frac{dx}{dt'} = - \frac{\frac{3}{2J}(H_0 \sin \omega' t' - H_c) + \frac{1}{2} (1 - x_0^2)^{3/2} - (1 - x^2)^{3/2}}{x \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]}. \quad (36)$$

Выражение (36) справедливо до тех пор, пока фронт волны во втором полупериоде не достигнет $x = x_0$, при котором в первом полупериоде фронт остановился. Дальнейшее движение фронта к центру шара будет происходить по уравнению первого полупериода.

Условия начала и окончания процесса получаются из тех же соображений, из которых были получены (7), (10), (18), (19). При

этом условие окончания процесса в первом полупериоде при „высокой частоте“:

$$t'_0 = \frac{1}{\omega'} \arcsin \left\{ \frac{1}{3} \frac{J}{H_0} (1 - x_0^2)^{3/2} + \frac{H_c}{H_0} \right\}; \quad (37)$$

условие начала процесса во втором полупериоде при „низкой частоте“ выражается уравнением (10), а при „высокой частоте“

$$t' = \frac{1}{\omega'} \arcsin \left\{ \frac{H_c}{H_0} - \frac{J}{3H_0} (1 - x_0^2)^{3/2} \right\}. \quad (38)$$

Условие окончания процесса во втором полупериоде при $x_1 > x_0$:

$$t' = \frac{1}{\omega'} \arcsin \left\{ \frac{H_c}{H_0} - \frac{J}{3H_0} (1 - x_0^2)^{3/2} + \frac{2J}{3H_0} (1 - x_1^2)^{3/2} \right\}. \quad (39)$$

5. Магнитный момент предварительно размагниченного шара

Как и в рассмотренных выше случаях, магнитный момент шара в рассматриваемом случае обуславливается магнитной поляризацией и вихревыми токами.

Так как область Q в рассматриваемом случае размагничена, то обусловленный поляризацией магнитный момент шара будет отличаться от соответствующего в рассмотренных выше случаях на величину $m_{2Q} = 1 - (1 - x_0^2)^{3/2}$ (здесь индекс Q означает, что момент обусловлен поляризацией области Q). Поэтому при наличии двух областей намагниченности (первый полупериод) зависимость m_2 от x представится выражением

$$m_2 = (1 - x^2)^{3/2}, \quad (40)$$

а при наличии трех областей (второй полупериод при „высокой частоте“)

$$m_2 = 2(1 - x^2)^{3/2} - (1 - x_0^2)^{3/2}. \quad (41)$$

Обусловленный вихревыми токами магнитный момент при намагничивании предварительно размагниченного шара может быть представлен [при учете (34)] выражением

$$m_1 = - \frac{(1 - x^2)^{3/2}}{3 \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]} \left[\frac{3\Delta H}{2J} - \frac{1}{2} (1 - x^2)^{3/2} \right], \quad (42)$$

справедливым до тех пор, пока применимо (34).

Для первого полупериода синусоидального внешнего поля это выражение примет вид:

$$m_1 = - \frac{(1 - x^2)^{3/2}}{3 \left[\ln \frac{1 + (1 - x^2)^{1/2}}{x} - (1 - x^2)^{1/2} \right]} \times \left[\frac{3H_0}{2J} \left(\sin \omega' t' - \frac{H_c}{H_0} \right) - \frac{1}{2} (1 - x^2)^{3/2} \right]. \quad (43)$$

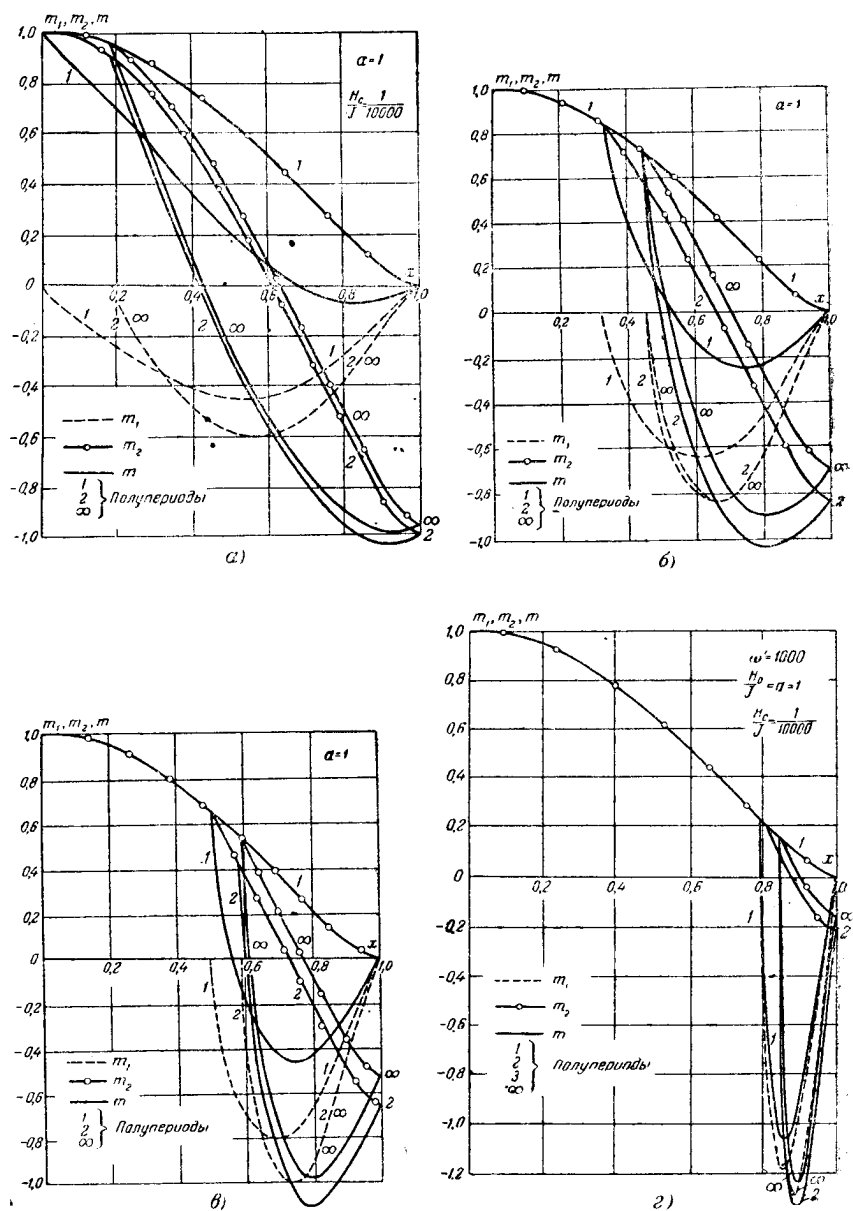


Рис. 8. Зависимость m_1 , m_2 и m от x для предварительно размагниченного шара.

а) $\omega' = 20$; б) $\omega' = 50$; в) $\omega' = 100$; г) $\omega' = 1000$.

Для второго полупериода следует учесть (36), тогда

$$m_1 = - \frac{(1-x^2)^{3/2}}{3 \left[\ln \frac{1+(1-x^2)^{1/2}}{x} - (1-x^2)^{1/2} \right]} \times \\ \times \left[\frac{3H_0}{2J} \left(\sin \omega' t' - \frac{H_c}{H_0} \right) + \frac{1}{2} (1-x_0^2)^{3/2} - (1-x^2)^{3/2} \right]. \quad (44)$$

Как было указано выше, дифференциальные уравнения вида (35) и (36) не решаются в известных функциях. Поэтому они

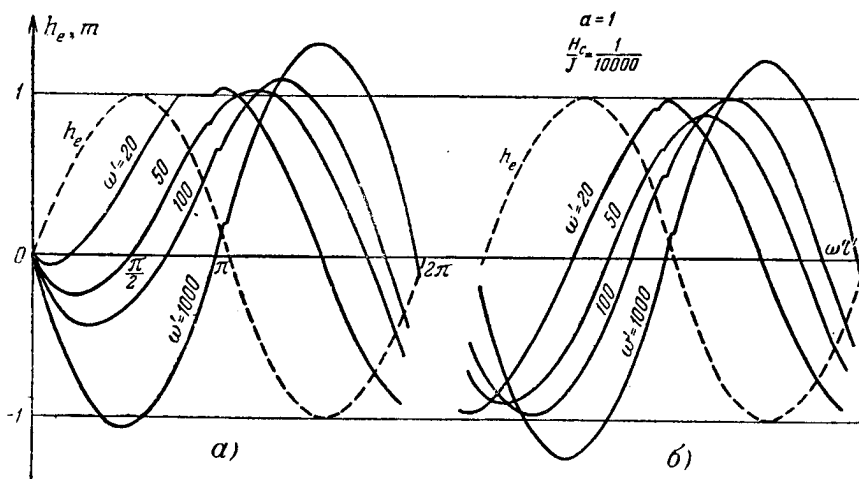


Рис. 9. Зависимость магнитного момента m от времени „высоких частот“. Предварительно размагниченный шар.
а — переходный режим; б — установившийся режим.

решены, как и уравнения (43) и (44), численными методами для предварительно размагниченного шара при тех же значениях параметров, что и для предварительно намагниченного шара. Поскольку при «низких частотах», при которых шар в первом полупериоде успевает полностью намагнититься, протекание процесса, начиная со второго полупериода, уже ничем не отличается от рассмотренного выше случая предварительно намагниченного шара, то здесь производится расчет только для «высоких частот».

Рассчитанные кривые зависимости m_1 , m_2 и m от x построены на рис. 8 для частот $\omega' = 20$; 50; 100 и 1000.

Естественно, что и в данном случае зависимость m_2 от x в первом полупериоде выражается единой кривой для всех частот, отличной от соответствующей для предварительно намагниченного шара. Для второго и следующих полупериодов эта зависимость выражается разными кривыми для разных частот. Магнитный момент m_1 , обусловленный вихревыми токами, как в начале ($x=1$), так и в конце ($0 \leq x \leq 1$) процесса в каждом полупериоде имеет нулевое значение.

Обращает на себя внимание тот факт, что в данном случае процесс переходит в установившийся режим очень быстро при всех частотах. Уже второй полупериод практически не отличается от установившегося режима.

На фиг. 9 построены кривые зависимости общего магнитного момента m от $\omega't'$ при «высоких частотах» для первого периода переходного режима и для установившегося режима.

Эти кривые в установившемся режиме при очень малых значениях отношения $\frac{H_c}{H_0}$ близки к синусоидальным.

6. Влияние амплитуды возбуждающего поля на протекание процесса

Вышеприведенные расчеты для шара в переменном поле и соответствующие им кривые относились к одной определенной амплитуде внешнего поля, а именно к $H_0 = J$. Поэтому естественно, что они не могли показать зависимости процесса от амплитуды внешнего поля. С другой стороны, все полученные выше уравнения процесса отображают и эту зависимость.

В настоящей работе произведены расчеты для предварительного размагниченного шара, характеризуемого отношением $\frac{H_c}{J} = \frac{1}{10\,000}$, в переменном поле частоты $\omega' = 50$, амплитуды от $H_0 = \frac{1}{15}J$ до $H_0 = 3J$.

Здесь следует заметить, что чем больше амплитуда напряженности возбуждающего поля, тем большая погрешность вводится допущением, что $\int_V \frac{\text{div } \vec{J}}{R} dV$ мал по сравнению с $\oint_S \frac{J_{1n} - J_{2n}}{R} dS$ в пределах области, обтекаемой вихревыми токами [Л. 4].

Для установившегося режима по результатам этих расчетов на рис. 10 построены зависимости m_1 , m_2 и m от x для отношений $\frac{H_0}{J} = a$ от $1/15$ до 3.

Из рассмотрения этих кривых видно, что с увеличением амплитуды напряженности внешнего поля уменьшается предельное значение радиуса, до которого проникает фронт волны (при неизменной частоте). Как бы ни была высока частота, можно достигнуть полного промагничивания шара, увеличивая амплитуду напряженности внешнего поля.

Кривые зависимостей $m_1(x)$ имеют описанный выше характер, причем с увеличением a увеличивается абсолютное значение m_1 при всех значениях x и уменьшается значение x , при котором наступает максимум абсолютного значения m_1 .

С увеличением a увеличиваются пределы изменения m_2 , при этом окончанию процесса в полупериоде соответствует встреча

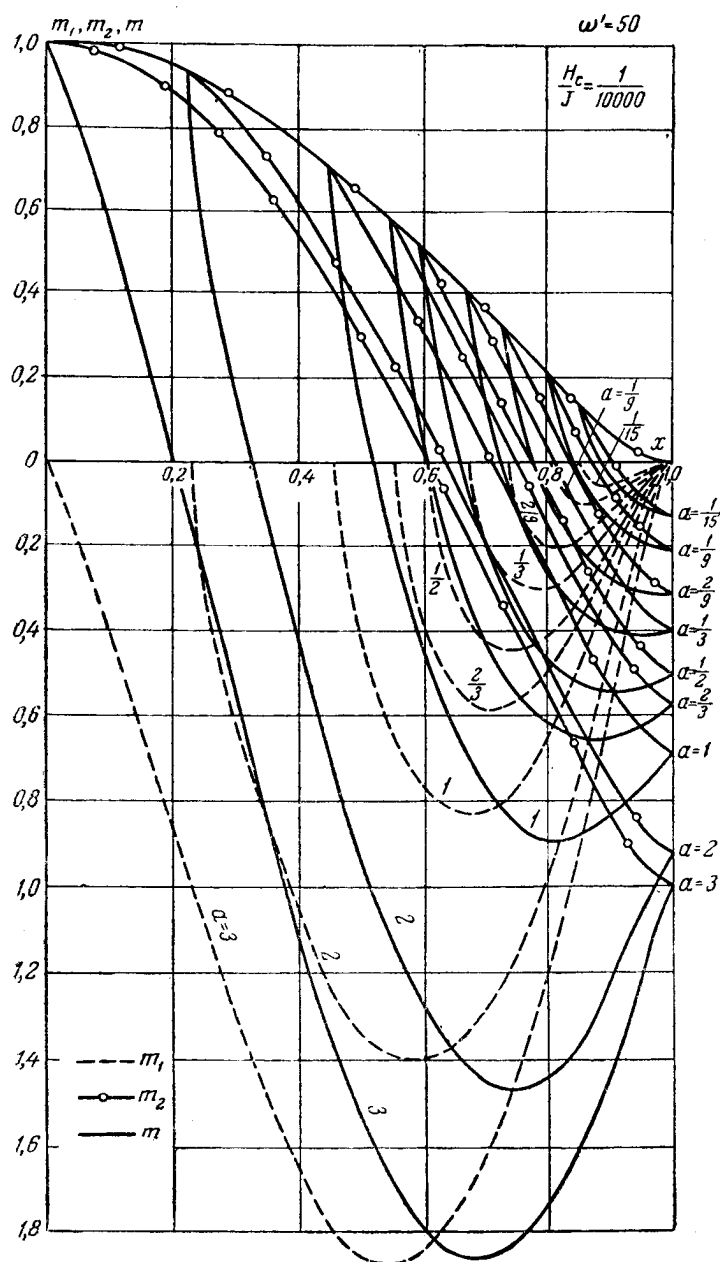


Рис. 10. Зависимость m_1 , m_2 и m от x в установившемся режиме при различных амплитудах возбуждающего поля.

кривой $m_2(x)$ в установившемся режиме с кривой $m_2(x)$ первоначального намагничивания (для первого полупериода).

Таким образом, кривая намагничивания для первого полупериода является одновременно и геометрическим местом точек, характеризующих окончание процесса в полупериодах при различных значениях a .

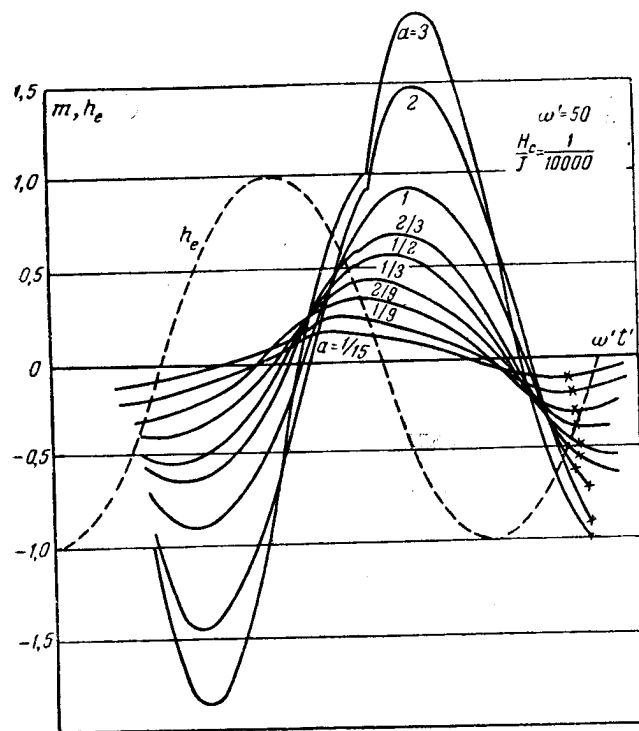


Рис. 11. Зависимость магнитного момента m от времени для предварительно размагниченного шара при различных амплитудах возбуждающего поля.

На рис. 11 построены кривые зависимости общего магнитного момента m от $\omega' t'$ для установившегося режима при частоте $\omega' = 50$ и при указанных выше значениях параметра a .

7. Глубина проникновения магнитной индукции

При рассмотрении электромагнитных процессов в металлах, характеризуемых постоянными значениями μ и γ , часто пользуются понятием глубины проникновения. Штейнметц под глубиной проникновения подразумевал расстояние от плоской поверхности, на котором амплитуда волны уменьшается в e раз. Таким образом, определенная глубина проникновения носит, следовательно, в значительной мере условный характер.

Рассматривая проникновение магнитной индукции под действием синусоидального магнитного поля в шар, характеризующийся прямоугольной петлей гистерезиса, мы установили, что при частоте выше определенной (при заданной амплитуде внешнего поля) или при амплитуде внешнего поля, меньшей некоторой определенной (при заданной частоте), шар не успевает целиком перемагнититься в течение одного полупериода. В этом случае успевает перемагнититься лишь область, ограниченная с одной стороны сферической поверхностью единичного радиуса (в относительных единицах) и с

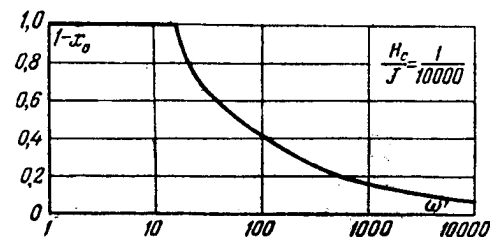


Рис. 12. „Глубина проникновения“ в зависимости от частоты.

с другой стороны цилиндрической поверхностью радиуса x_0 . Мы назовем глубиной проникновения (в относительных единицах) в данном случае расстояние $(1-x_0)$, т.е. то расстояние по экваториальному радиусу, на которое проникает магнитная индукция и, следовательно, напряженность электрического поля. В этом случае глубина проникновения носит безусловный характер, ибо на большую глубину не проникает ни электрическое поле, ни магнитная индукция.

На основании произведенных расчетов на рис. 12 построена зависимость глубины проникновения от частоты для установившегося режима при значениях параметров

$$a = \frac{H_0}{J} = 1 \quad \text{и} \quad \frac{H_c}{J} = \frac{1}{10000}.$$

Следует заметить, что глубина проникновения определена нами для шара. Естественно, что для других форм тела глубина проникновения будет иметь иные значения.

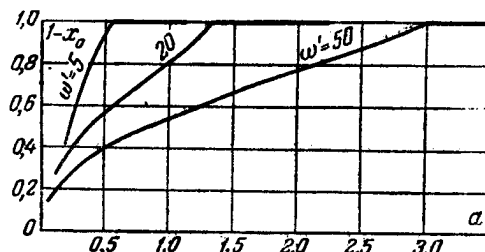


Рис. 13. „Глубина проникновения“ в зависимости от амплитуды возбуждающего поля.

Зависимость глубины проникновения от отношения амплитуды напряженности внешнего поля к намагниченности представлена на рис. 13. Для частоты $\omega' = 50$ эта зависимость определяется приведенным выше расчетом и непосредственно следует из кривых рис. 10. Для

частот $\omega' = 20$ и $\omega' = 5$ проведены соответствующие расчеты, результатом которых являются кривые рис. 13.

Изменить глубину проникновения можно или за счет изменения частоты ω' , или за счет изменения амплитуды внешнего

поля. При этом изменением амплитуды внешнего поля можно достигнуть любого значения глубины проникновения (при заданной частоте), в то время как изменением частоты (при заданной амплитуде) не всегда можно этого достигнуть. Например, если $H_0 < \left(\frac{J}{3} + H_c\right)$, то никаким изменением частоты нельзя достигнуть полного промагничивания.

8. Средняя по объему намагниченность шара

Относительный магнитный момент m мы определили как отношение полного магнитного момента к магнитному моменту полностью намагниченного шара. Определим среднюю по объему

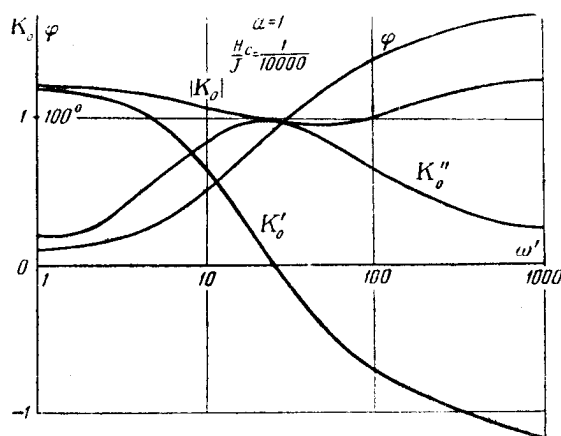


Рис. 14. Комплексная эффективная восприимчивость шара в зависимости от частоты.

намагниченность J_{cp} как отношение полного магнитного момента к объему шара. Тогда

$$J_{cp} = mJ. \quad (45)$$

Таким образом, функция m характеризует собой (с точностью до постоянной величины J) и среднюю по объему намагниченность.

Как это следует из рис. 6, 9, 11, при синусоидальном изменении напряженности внешнего поля относительный магнитный момент не является синусоидальной функцией времени. Здесь мы заменим функцию m ее первой гармонической. При этом относительный магнитный момент может быть представлен выражением

$$m = m_{amp} e^{j(\omega t - \varphi)}, \quad (46)$$

если $H_e = H_0 e^{j\omega t}$.

Комплексная эффективная восприимчивость K_0 получит при этом выражение

$$K_0 = \frac{J_{cp}}{H_e} = \frac{m_{amp}}{a} e^{-j\varphi} = K'_0 - jK''_0. \quad (47)$$

На рис. 14 представлены зависимости K'_0 , K''_0 , φ и $|K_0|$ от частоты при тех же значениях параметров, что и кривые рис. 9.

С увеличением частоты ω' функция K'_0 монотонно падает и, начиная с некоторой частоты, становится отрицательной. При

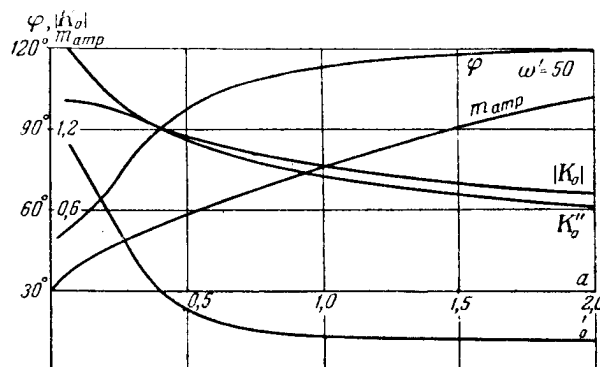


Рис. 15. Комплексная эффективная восприимчивость шара в зависимости от амплитуды возбуждающего поля.

этом функция K''_0 имеет характерный максимум, а φ монотонно растет, имея своим пределом π (магнитный момент обуславливается только вихревыми токами в экваториальном пояске).

На рис. 15 представлены зависимости m_{amp} , K'_0 , K''_0 и φ от амплитуды напряженности внешнего поля при частоте $\omega' = 50$.

Интересно отметить, что с увеличением амплитуды напряженности внешнего поля падают и комплексная эффективная восприимчивость и ее составляющие.

9. Потери на вихревые токи

Легко получить [Л. 4] выражение для мгновенного значения плотности тока δ в любой точке шара:

$$\delta = -\gamma \frac{r}{\xi} B_{c\kappa} \frac{dr}{dt}, \quad (48)$$

где ξ — расстояние от оси z до точки наблюдения.

При этом мгновенное значение мощности потерь на вихревые токи

$$p = \int_V p_0 dV. \quad (49)$$

Поскольку вихревыми токами обтекается лишь пройденная фронтом волны область шара, пределами интегрирования будут:

$$0 \leq \varphi \leq 2\pi; -\sqrt{R^2 - \xi^2} \leq y \leq \sqrt{R^2 - \xi^2}; r \leq \xi \leq R.$$

Среднее значение мощности потерь на вихревые токи

$$P = \frac{2}{T} \int_{\frac{T}{2}} p dt. \quad (50)$$

Представляется целесообразным в последнем интеграле заменить переменную интегрирования t на x с пределом от 1 до x_0 , поскольку потери на вихревые токи происходят в течение части полупериода, пока фронт волны движется от $x=1$ до $x=x_0$. При этом и при учете (49), (48), (36) выражение (50) примет вид:

$$P = -\frac{4}{3} B_{ck} J f R^2 \int_{x=1}^{x=x_0} \int_{\varphi=0}^{\varphi=2\pi} \int_{\xi=r}^{\xi=R} \int_{y=-\sqrt{R^2-\xi^2}}^{y=\sqrt{R^2-\xi^2}} \times \\ \times \frac{\frac{3}{2J} (H_0 \sin \omega' t' - H_c) + \frac{1}{2} (1-x_0^2)^{3/2} - (1-x^2)^{3/2}}{\ln \frac{1+(1-x^2)^{1/2}}{x} - (1-x^2)^{1/2}} \frac{x}{\xi} dx d\varphi d\xi dy. \quad (51)$$

Интегрируя, получим:

$$P = 4V_0 f B_{ck} \int_{x=x_0}^{x=1} x \left[\frac{3}{2J} (H_0 \sin \omega' t' - H_c) + \right. \\ \left. + \frac{1}{2} (1-x_0^2)^{3/2} - (1-x^2)^{3/2} \right] dx = 4V_0 f B_{ck} \int_{x=x_0}^{x=1} A(x) dx. \quad (52)$$

Здесь V_0 — объем шара.

Последний интеграл не может быть выражен в виде аналитических функций. Однако значения функции $A(x)$ вычислялись в процессе численного решения дифференциального уравнения (36), и поэтому интегрирование в уравнении (52) численными методами теперь выполняется элементарно.

На рис. 16 представлена зависимость удельной мощности $P_1 = \frac{P}{V_0 f B_{ck}}$ от частоты ω' при $a=1$ и $\frac{H_c}{J} = \frac{1}{10000}$.

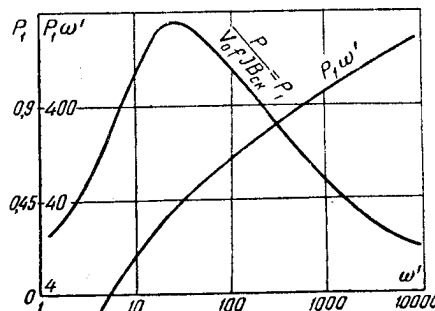


Рис. 16. Мощность потерь на вихревые токи в зависимости от частоты.

Эта зависимость является единой для шара любых размеров и электропроводности.

На том же рис. 16 нанесена кривая $P_1\omega'$, т. е. в некотором масштабе мощность потерь на вихревые токи.

На рис. 17 построена зависимость удельной мощности P_1 от $\frac{H_0}{f} = a$.

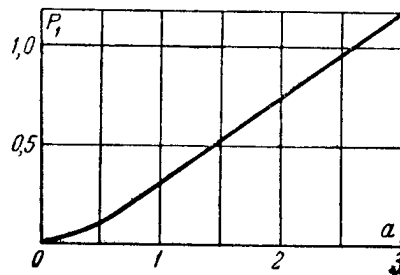


Рис. 17. Мощность потерь на вихревые токи в зависимости от амплитуды возбуждающего поля.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. К. Аркадьев, Электромагнитные процессы в металлах, ОНТИ, 1936.
2. В. К. Аркадьев, Два способа вычисления скин-эффекта в ферромагнетиках. Сборник «Практические проблемы электромагнетизма», ОНТИ АН СССР, 1939.
3. W. Wolman und H. Kaden, Z. für techn. Physik, т. 13, 1932, стр. 330.
4. Б. М. Фрадкин ЖТФ, т. XXVI, 1956, № 5.
5. М. А. Дивильковский, ЖТФ, т. IX, 1939, № 5.
6. Б. М. Фрадкин, Труды МЭИ, вып. XIV, 1953.

ИССЛЕДОВАНИЕ УСЛОВИЙ ВОЗБУЖДЕНИЯ СУБГАРМОНИЧЕСКИХ КОЛЕБАНИЙ В КОЛЕБАТЕЛЬНОМ КОНТУРЕ С НЕЛИНЕЙНОЙ ИНДУКТИВНОСТЬЮ

Аспирант Б. Ф. Ласточкин

В современной технике наряду с колебательными цепями, использующими в качестве нелинейных элементов электронные лампы, широкое распространение получили колебательные цепи с нелинейными индуктивностями. Введение в колебательный контур дросселя с ферромагнитным сердечником позволяет получить режимы, существование которых в линейных колебательных контурах принципиально невозможно. Одним из таких режимов являются субгармонические колебания. Они возбуждаются в результате воздействия на нелинейный колебательный контур синусоидального напряжения при некоторых определенных сочетаниях параметров контура и начальных условий и имеют меньшую частоту, чем приложенное напряжение.

Субгармонические колебания представляют собой интересное явление как с научной, так и с практической точки зрения. Например, возможность получения таких колебаний позволяет осуществить ферромагнитное деление частоты. Однако в ряде случаев возбуждение субгармонических колебаний является крайне нежелательным. Так, в дальних линиях электропередачи с продольной емкостной компенсацией (например, линия Куйбышев — Москва) при подключении новой линии под нагрузку после отключения короткого замыкания за конденсаторами продольной компенсации иногда возбуждаются субгармонические колебания, вызывающие длительные перенапряжения, опасные для изоляции [Л. 1, 4].

Изучением условий возбуждения и существования субгармонических колебаний занимались многие советские и иностранные исследователи. Из работ иностранных исследователей отметим работы С. Анджело, Ч. Хаяши, В. Мак-Кюна и М. Бруста [Л. 9, 10, 11]. Значительный вклад в развитие теории нелинейных колебаний, и в частности субгармонических колебаний, сделан советскими учеными. Здесь прежде всего следует сказать о работах академиков Л. И. Мандельштама и Н. Д. Папалекси [Л. 5], в которых разработана теория автопараметрического резонанса.

Ряд важных теоретических и экспериментальных результатов получили Н. М. Крылов, Н. Н. Боголюбов, Г. Р. Рахимов, Л. Г. Кикнадзе, Л. Ф. Дмоховская, В. И. Левитов [Л. 2, 3, 4, 6] и ряд других исследователей.

Вместе с тем ряд вопросов, связанных с субгармоническими колебаниями, изучен совершенно недостаточно. К числу таких недостаточно изученных сторон явления относятся условия возбуждения и устойчивости субгармонических колебаний. Предлагаемая работа является результатом экспериментального и теоретического исследования некоторых случаев, связанных с возбуждением субгармонических колебаний в простейшем последовательном колебательном контуре, содержащем дроссель с нелинейной вольтамперной характеристикой. Исследование проводилось автором на кафедре Теоретических основ электротехники МЭИ под руководством проф. М. А. Перекалина.

Экспериментальное исследование

Принципиальная схема исследуемого контура представлена на рис. 1. Субгармонические колебания возбуждались путем подключения контура к источнику синусоидального напряжения

$$u = U_m \sin(\omega t + \varphi).$$

В каждой серии опытов из шести величин, оказывающих существенное влияние на возбуждение субгармонических колебаний (активное сопротивление R , емкость C , приложенное напряжение U , начальная фаза приложенного напряжения φ , начальное напряжение на конденсаторе U_{C0} и остаточная индукция в сердечнике дросселя B_0), изменялись только две, а остальные поддерживались постоянными. Такая методика эксперимента позволила наиболее четко выявить влияние каждого отдельного фактора на режим работы контура.

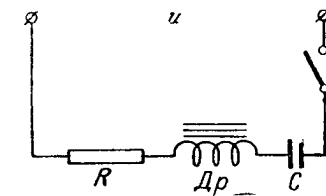


Рис. 1. Принципиальная схема исследуемого контура.

Параметры контура R и C изменялись при помощи реостата и магазина емкостей. Влияние вида характеристики дросселя изучалось путем применения дросселей с различными вольтамперными характеристиками. При экспериментах было использовано три дросселя с сердечниками из трансформаторной стали, стали ХВП и пермаллоя.

Начальная фаза приложенного напряжения задавалась специальным электронно-механическим реле, состоящим из фазорегулятора, поляризованного реле и тиратрона с сеточным управлением от пик-трансформатора. Начальные условия на конденсаторе и дросселе задавались от источника постоянного напряжения.

В целях более точного определения вида режима контур включался при каждом заданном сочетании параметров и начальных условий 10 раз. Вид режима определялся по форме кривой напряжения на конденсаторе, наблюдавшейся на экране электронного осциллографа. Считалось, что в контуре будет существовать данный режим колебаний, если он наблюдался более чем в пяти случаях из 10 включений. В процессе эксперимента были получены субгармонические колебания 2-, 3- и 5-го порядков. Наиболее подробно были исследованы условия возбуждения 3-й субгармоники, так как именно эта субгармоника возникает наиболее часто в ряде практических случаев.

Результаты эксперимента представлены в виде графиков, на которых построены области возбуждения того или иного режима в зависимости от двух переменных величин при сохранении постоянными остальных параметров и начальных условий. Ограниченный объем статьи не позволяет показать все наиболее интересные графики. Поэтому в качестве примера на рис. 2 приведен только один из графиков. Будем называть «установившимися» субгармоническими колебаниями такие, которые, возникнув при включении контура, продолжают существовать в течение длительного времени. Субгармонические колебания, существующие только при переходном процессе, назовем «переходными».

Кроме того, при экспериментах наблюдались иногда весьма своеобразные колебания, которые целесообразно называть «блуждающими» колебаниями¹. В режиме блуждающих колебаний форма кривых непрерывно изменяется. Эти колебания появляются обычно вблизи границы области установившихся субгармонических колебаний. Режим контура при этом определяется, по-видимому, статистическими закономерностями, так как время существования блуждающих колебаний колеблется в весьма широких пределах.

В целях придания результатам эксперимента наиболее общего вида все графики были построены в относительных единицах.

Покажем, как можно перейти к системе относительных единиц. Уравнение исследуемого контура (см. рис. 1) записывается в виде:

$$\frac{d\Psi}{dt} + iR + \frac{1}{C} \int_0^t i dt = U_m \sin(\omega t + \varphi). \quad (1)$$

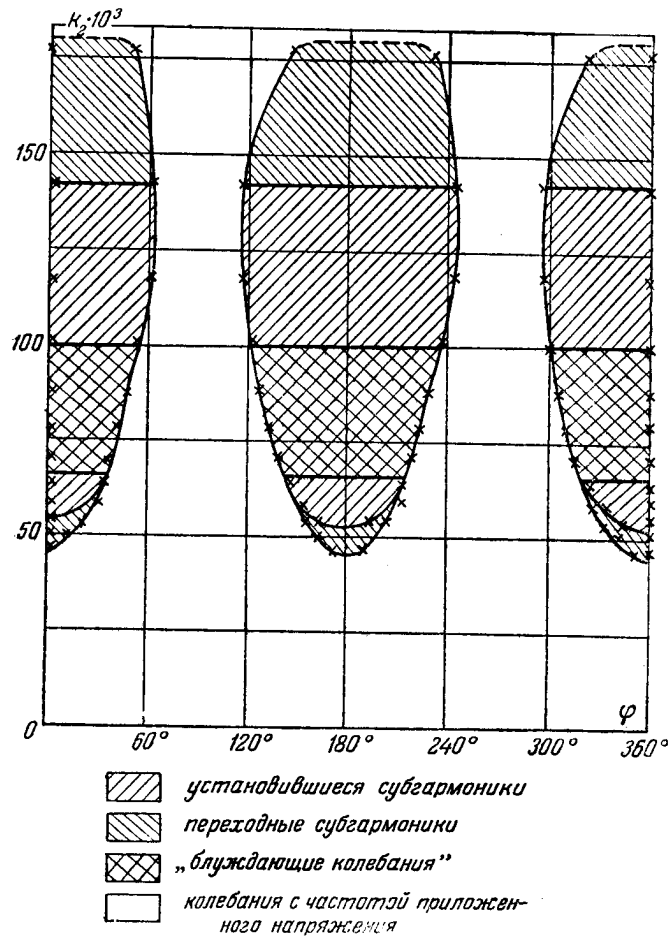
Далее целесообразно ввести в уравнение вместо потокосцепления Ψ магнитную индукцию B , а вместо тока i — напряженность H магнитного поля в сердечнике дросселя. Такая замена, произведенная по общеизвестным формулам, придает уравнению более общий вид, так как вид кривой $B(H)$ определяется только материалом сердечника и не зависит от его размеров и от параметров обмотки дросселя.

¹ Термин введен Г. Р. Рахимовым [Л. 3].

Введем также следующие относительные величины:

$$\vartheta = \omega t; \quad \beta = \frac{B}{B_{\text{баз}}}; \quad h = f_2(\beta) = \frac{H}{H_{\text{баз}}}. \quad (2)$$

Здесь $B_{\text{баз}}$ и $H_{\text{баз}}$ — значения индукции и напряженности магнитного поля в базисной точке заданной кривой намагничивания материала сердечника дросселя.



Фиг. 2. Области возбуждения 3-й субгармоники в контуре с дросселем, имеющим сердечник из стали ХВП, при изменении величины емкости и начальной фазы приложенного напряжения.

Условия эксперимента:

$$k_1 = 0.04; \quad k_3 = 0.8; \quad \beta_0 = 0; \quad \left(\frac{d\beta}{d\vartheta} \right)_0 = 0.8 \sin \varphi.$$

Выбор этой базисной точки произволен и определяется в основном удобством вычислений. В данной работе базисная точка была выбрана на колене кривой намагничивания.

После подстановки величин ϑ , β и $f_2(\beta)$ в уравнение (1) и ряда преобразований получим уравнение исследуемого контура в относительных единицах:

$$\frac{d^2\beta}{d\vartheta^2} + k_1 f_1(\beta) \frac{d\beta}{d\vartheta} + k_2 f_2(\beta) = k_3 \cos(\vartheta + \varphi), \quad (3)$$

где

$$\left. \begin{aligned} k_1 &= \frac{H_{\delta a3} l_{cp}}{\omega \omega^2 S B_{\delta a3}} R; \quad k_2 = \frac{H_{\delta a3} l_{cp}}{\omega^2 \omega^2 S B_{\delta a3}} \frac{1}{C}; \\ k_3 &= \frac{\sqrt{2}}{\omega \omega S B_{\delta a3}} U; \quad f_1(\beta) = \frac{d}{d\beta} [f_2(\beta)]. \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

В формулах (4) приняты следующие обозначения:

l_{cp} — длина средней силовой линии магнитного поля в сердечнике дросселя;

S — поперечное сечение сердечника дросселя;

ω — число витков обмотки дросселя.

Начальные условия также легко выражаются в относительных единицах. Остаточную индукцию в сердечнике дросселя можно представить в форме

$$\beta_0 = \frac{B_0}{B_{\delta a3}}. \quad (5)$$

Задание начального напряжения на конденсаторе равносильно заданию $d\beta/d\vartheta$ при $\vartheta=0$. Это можно доказать, рассмотрев уравнение (1) для $t=0$ ($\vartheta=0$). Не останавливаясь на простых преобразованиях, приведем формулу для определения $\left(\frac{d\beta}{d\vartheta}\right)_0$:

$$\left(\frac{d\beta}{d\vartheta}\right)_0 = \frac{U_m \sin \varphi - U_{C0}}{\omega \omega S B_{\delta a3}}. \quad (6)$$

Что же касается начальной фазы приложенного напряжения, то ее целесообразно задавать в градусах. Формулы (4) — (6) были использованы при построении областей возбуждения субгармонических колебаний. В процессе эксперимента производилось также осциллографирование переходных процессов в исследуемом контуре при различных сочетаниях параметров и начальных условий. Анализ осциллограмм показал, что в режиме установившихся субгармонических колебаний кривая тока имеет несколько импульсов с различной амплитудой, причем максимальное число импульсов за период субгармонических колебаний равно удвоенному номеру субгармоники. Среди импульсов можно выделить два основных импульса, имеющих наибольшую амплитуду, и ряд дополнительных. Кривая напряжения на конденсаторе имеет ступенчатую форму. Число ступенек равно числу дополнительных импульсов.

Результаты проведенного эксперимента позволяют сделать следующие выводы:

1. Субгармонические колебания являются резонансными колебаниями — это один из видов параметрического резонанса (автопараметрический резонанс). Периодическое изменение параметра (индуктивности дросселя) происходит за счет внешнего источника синусоидального напряжения и обусловлено нелинейностью характеристики материала ферромагнитного сердечника дросселя.

2. Для возбуждения субгармонических колебаний необходимо соблюдение:

а) частотного соотношения, т. е. условия кратности собственных частот колебаний контура частоте приложенного напряжения;

б) энергетического условия, заключающегося в определенном соотношении энергии, преобразуемой на частоте данной субгармоники, и энергии, преобразуемой на частоте источника питания контура. Преобразователем частоты в контуре является дроссель с нелинейной характеристикой.

3. Возбуждение субгармонических колебаний в простейшем электрическом колебательном контуре с нелинейной индуктивностью носит характер «жесткого» возбуждения. Оно возможно только при сообщении контуру некоторого начального толчка.

4. Физическая картина возбуждения субгармонических колебаний такова¹. Появление в переходном процессе субгармоники начинается с образования основного импульса тока. Этот импульс появляется в момент равенства напряжений на индуктивности и емкости, когда контур обладает наименьшим сопротивлением. Нарастание тока вызывает накопление энергии в индуктивности и разрядку конденсатора. Затем конденсатор заряжается в противоположном направлении до максимума, а ток спадает до нуля. Пока ток близок к нулю, напряжение на конденсаторе неизменно и близко к максимуму. Далее все зависит от того, насколько быстро будет разряжаться конденсатор. Если переходной процесс начался при таком сочетании параметров и начальных условий, что при подходе приложенного напряжения к нулю напряжение на индуктивности становится меньше напряжения на емкости, то конденсатор начинает действовать как второй источник питания и создаются условия для появления дополнительного импульса.

Ток дополнительного импульса достигает максимума в момент прохода через нуль приложенного напряжения. В последующие моменты времени приложенное напряжение возрастает в противоположном направлении и ток снова уменьшается до нуля, а напряжение на конденсаторе перестает изменяться до тех пор, пока напряжение на индуктивности не станет равным по величине напряжению на конденсаторе.

¹ К приводимому ниже толкованию процесса субгармонических колебаний независимо и почти одновременно с нами пришел Г. Р. Рахимов [Л. 3].

В этот момент начинается отрицательный основной импульс тока. В дальнейшем при соблюдении энергетических соотношений процесс идет аналогично, и в контуре устанавливаются субгармонические колебания.

Таким образом, вид установившихся колебаний зависит от порядка следования основных импульсов тока и от времени задержки заряда на конденсаторе. Чем больше это время, тем позже наступит следующий основной импульс тока и тем больше будет период (а, следовательно, и порядок) субгармоники. Изменение напряжений на индуктивности и емкости связано с определенными переходами энергии из электрического поля конденсатора в магнитное поле дросселя. Кроме этих колебаний энергии, происходит потеря энергии в активном сопротивлении контура, а также периодический подвод энергии от источника питания. Можно сказать, что субгармонические колебания возбуждаются в том случае, если энергия от источника питания подводится в правильном «ритме», причем «ритм» обуславливается значениями параметров контура и начальными условиями.

5. Изменение величины активного сопротивления контура приводит к изменению количества энергии, преобразуемой на основной частоте, а в некоторых случаях к появлению новых гармоник. Срыв субгармонических колебаний при больших величинах R вызван ростом гармоник основной частоты (источника питания). При малых R в контуре создаются условия для возникновения гармоник четной кратности $\left(\frac{2}{3}f\right.$ для 3-й, $\frac{1}{4}f$ — для 2-й и $\frac{2}{5}f$ — для 5-й субгармоники), нарушающих условия устойчивости субгармонических колебаний. В ряде случаев при малых R наблюдалось возбуждение феррорезонансных колебаний, имеющих частоту приложенного напряжения.

6. Существуют предельные значения емкости контура, при которых еще возможно возбуждение субгармоник. Нижний предел обусловлен развитием гармоник четной кратности и нарушением частотного условия. Верхний предел емкости связан с условиями преобразования энергии на основной частоте.

7. Величина и начальная фаза приложенного напряжения оказывают существенное влияние на условия возбуждения субгармонических колебаний. Величина напряжения изменяет глубину модуляции индуктивности дросселя [Л. 5] и при больших, равно как и при малых напряжениях, нарушаются условия устойчивости субгармонических колебаний. Изменение начальной фазы приложенного напряжения влияет как на величину начального толчка, сообщаемого контуру при включении, так и на условия подвода энергии от источника питания в правильном «ритме», необходимом для поддержания субгармонических колебаний.

8. Величина и полярность начального напряжения на конденсаторе и остаточной индукции в сердечнике дросселя, обуслови-

бая «силу» и направление дополнительного начального толчка, оказывают существенное влияние на размеры областей возбуждения субгармонических колебаний. Влияние начальных условий на конденсаторе и дросселе особенно сильно сказывается вблизи границ областей возбуждения.

9. Вид характеристики дросселя резко влияет на возбуждение субгармонических колебаний. Это влияние обусловлено зависимостью глубины модуляции индуктивности и частотного соотношения от степени нелинейности характеристики дросселя. Характер этой зависимости таков, что в контурах с дросселями, имеющими малую кривизну характеристики, невозможно получение субгармоник высоких порядков.

10. При возбуждении субгармонических колебаний наблюдается чередование областей возбуждения субгармоник различных порядков (см. также [Л. 3]). Возможно частичное совпадение областей возбуждения различных субгармоник, причем в этих случаях оказывается затрудненным возбуждение субгармоник более высокого порядка.

11. Чем выше порядок субгармоники, тем меньше ее устойчивость и тем более жесткие условия необходимы для возбуждения субгармонических колебаний.

Теоретическое исследование

Для расчета переходного процесса в исследуемом контуре необходимо решить уравнение (3), которое представляет собой нелинейное дифференциальное уравнение второго порядка. Решить это уравнение аналитически и таким путем получить какие-то общие зависимости, управляющие характером переходного процесса, невозможно. Поэтому для расчета обычно применяются приближенные графоаналитические способы решения.

В результате анализа графоаналитических методов построения переходных процессов в существенно нелинейных системах для расчета был выбран метод фазовых семейств, предложенный В. Е. Боголюбовым и В. Л. Дятловым [Л. 7]. Этот метод представляет собой сочетание метода последовательных интервалов и метода фазовых портретов. Основным достоинством метода является его универсальность. Фазовое семейство инвариантно относительно формы и величины изменяющегося внешнего воздействия, а также относительно величины емкости и начального напряжения на конденсаторе. Это позволяет на одном и том же фазовом семействе исследовать характер переходных процессов при различных значениях некоторых параметров и начальных условий. Достоинствами метода фазовых семейств являются также наглядность и возможность построения без дополнительных расчетов кривых изменения во времени искомой переменной, ее производной и интеграла. В процессе расчета можно также вносить поправки. При этом, хотя способ внесения поправок довольно груб, расчет почти не замедляется и в то же время существенно уточняется. Кроме того, при практических расчетах мно-

гис факторы не поддаются точному учету и поэтому нецелесообразно стремиться к очень большой точности за счет увеличения длительности расчета.

Применение метода фазовых семейств к решению уравнения исследуемого контура дало следующие соотношения:

а) Уравнение фазового семейства

$$\frac{dh}{d\vartheta} = (p - A_2 h) f_1(\beta), \quad (7)$$

где

$$\left. \begin{aligned} p &= A_1 \sin(\vartheta + \varphi) - A_3 \int h d\vartheta; \\ A_1 &= \frac{U_m}{\omega \omega S B_{\delta a3}}; \\ A_2 &= \frac{H_{\epsilon a3} l_{cp}}{\omega \omega^2 S B_{\delta a3}} R; \\ A_3 &= \frac{H_{\epsilon a3} l_{cp}}{\omega^2 \omega^2 S B_{\delta a3}} \frac{1}{C}. \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

В формулах (8) приняты те же обозначения, что и в формулах (4). При построении семейства была использована также зависимость $f_1(\beta) = \xi(h)$, построенная по кривым $h = f_2(\beta)$ и $\frac{dh}{d\beta} = f_1(\beta)$, заданным графически для каждого дросселя.

б) Уравнения для построения фазового портрета:

$$h_k = h_{k-1} + \Delta h_k, \quad (9)$$

$$p_k = [A_1 \sin(\vartheta + \varphi)]_{\vartheta=\vartheta_k} - [A_3 \int h d\vartheta]_{\vartheta=\vartheta_k}, \quad (10)$$

$$[\int h d\vartheta]_{\vartheta=\vartheta_k} \approx \Delta \vartheta \sum_0^k h_k + [\int h d\vartheta]_{\vartheta=0}, \quad (11)$$

$$\Delta h_k \approx \left[\left(\frac{dh}{d\vartheta} \right)_{k-1} + \frac{1}{2} \Delta \left(\frac{dh}{d\vartheta} \right)_k \right] \Delta \vartheta. \quad (12)$$

Исходными данными при расчете служили кривая $A_1 \sin(\vartheta + \varphi)$, а также значения начальных условий и параметров контура. Методом фазовых семейств были рассчитаны переходные процессы в исследуемом контуре для ряда частных случаев. Сравнение расчетных и экспериментальных кривых при одинаковом сочетании параметров и начальных условий показало, что метод фазовых семейств дает удовлетворительную качественную и количественную картину процесса: ошибка в определении амплитуд искоемых величин не превышает 15—18%, что вполне допустимо в практических расчетах. Причиной ошибок является в значительной мере пренебрежение при расчете влиянием потерь в сердечнике дросселя, которые учесть не удается. Если

учесть эти потери включением параллельно дросселю добавочного сопротивления R_{cm} , определенного по формуле

$$R_{cm} = \frac{U_{\partial p}^2}{P_{cm}}, \quad (13)$$

где P_{cm} — потери в сердечнике дросселя;

$U_{\partial p}$ — напряжение на дросселе;

то уравнение фазового семейства примет вид:

$$\frac{dh}{d\vartheta} = (p' - A'_2 h) f_1(\beta) - \frac{h}{\omega C (R + R_{cm})}. \quad (14)$$

В уравнении (14)

$$\left. \begin{aligned} p' &= A'_1 \sin(\vartheta + \varphi) - A'_3 \int h d\vartheta = \frac{R_{cm}}{R + R_{cm}} p; \\ A'_1 &= \frac{R_{cm}}{R + R_{cm}} A_1; \\ A'_2 &= \frac{R_{cm}}{R + R_{cm}} A_2; \quad A'_3 = \frac{R_{cm}}{R + R_{cm}} A_3, \end{aligned} \right\} \quad (15)$$

где p , A_1 , A_2 и A_3 определяются по формулам (8).

Анализ уравнения (14) показал, что такой метод учета потерь в сердечнике почти не изменяет вида фазового семейства и, следовательно, не влияет на результаты расчета. Более правильным было бы учитывать влияние потерь, рассматривая переход сердечника дросселя из размагниченного состояния к предельной петле гистерезиса. Однако в этом случае расчет сильно усложняется и в ряде случаев становится невозможным (при учете частных циклов).

Несмотря на ряд достоинств, метод фазовых семейств, как, впрочем, и все другие графоаналитические методы, достаточно трудоемок; расчет одного переходного процесса занимает в среднем 6—8 ч. Поэтому применение метода для расчета переходных процессов при большом количестве вариантов сочетания параметров контура и начальных условий (а это и нужно для построения областей возбуждения субгармонических колебаний) требует значительных затрат времени. В связи с этим в дальнейшем был рассмотрен вопрос о решении уравнения при помощи электронной счетно-решающей установки.

Решение уравнения исследуемого контура на электронной моделирующей установке

Для решения заданного уравнения использовалась электронная моделирующая установка типа ЭМУ-5, созданная Институтом автоматики и телемеханики АН СССР [Л. 8]. Подготовка исходного дифференциального уравнения для набора на установке включала следующие этапы:

а) составление структурной схемы набора решающих элементов в соответствии с исходным уравнением;

б) выбор масштабов представления зависимых переменных и времени;

в) расчет коэффициентов передач отдельных решающих элементов по коэффициентам исходного уравнения;

г) расчет начальных условий и внешнего возмущения в машинных переменных, т. е. в тех величинах, которыми в модели представляются исходные переменные уравнения.

При подготовке и решении задачи автор следовал в основном методике, разработанной в Институте автоматики и телемеханики АН СССР [Л. 8].

Для составления схемы набора была использована система уравнений:

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\psi_{омк}}{dt} &= -mi_{омк} - n \int_0^t i_{омк} dt + z, \\ z &= q \sin(\omega t + \varphi), \\ \frac{d^2 z}{dt^2} + \omega^2 z &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (16)$$

В уравнениях (16) приняты обозначения:

$$\left. \begin{aligned} i_{омк} &= \frac{i}{i_{баз}}; \quad \psi_{омк} = \frac{\psi}{\psi_{баз}}; \quad m = R \frac{i_{баз}}{\psi_{баз}}; \\ n &= \frac{1}{C} \frac{i_{баз}}{\psi_{баз}}; \quad q = U_m \frac{1}{\psi_{баз}}. \end{aligned} \right\} \quad (17)$$

Базисные значения тока и потокосцепления определяются по заданным для каждого дросселя базисным значениям индукции и напряженности магнитного поля с помощью общеизвестных формул:

$$i_{баз} = H_{баз} \frac{l_{ср}}{\omega}; \quad \psi_{баз} = \omega S B_{баз}. \quad (18)$$

Переход от уравнения (3) к системе уравнений (16) вызван стремлением добиться меньших погрешностей расчета за счет уменьшения числа решающих элементов и функциональных преобразователей, необходимых для набора уравнения на модели. Легко показать, что переход к новой схеме набора задачи позволяет сохранить общность полученных результатов. Действительно, используя формулы (18), можно установить следующую связь между коэффициентами уравнений (16) и (3):

$$m = k_1 \omega; \quad n = k_2 \omega^2; \quad q = k_3 \omega. \quad (19)$$

Ясно также, что если не изменять значений $B_{баз}$ и $H_{баз}$, то нелинейная функция $i_{омк}(\psi_{омк})$ будет совершенно такой же, как зависимость $f_2(\beta)$. Нелинейная функция $i_{омк}(\psi_{омк})$ воспроиз-

водилась специальным диодным функциональным преобразователем при помощи кусочно-линейной аппроксимации кривой 12 отрезками. Расчет функционального преобразователя, выбор масштабов преобразования переменных и расчет коэффициентов передач отдельных решающих элементов производился с учетом допустимого уровня напряжений в установке во избежание перегрузок решающих усилителей и для ограничения погрешностей решения. Не имея возможности подробно изложить детали подготовительных операций, отсылаем интересующихся к [Л. 8].

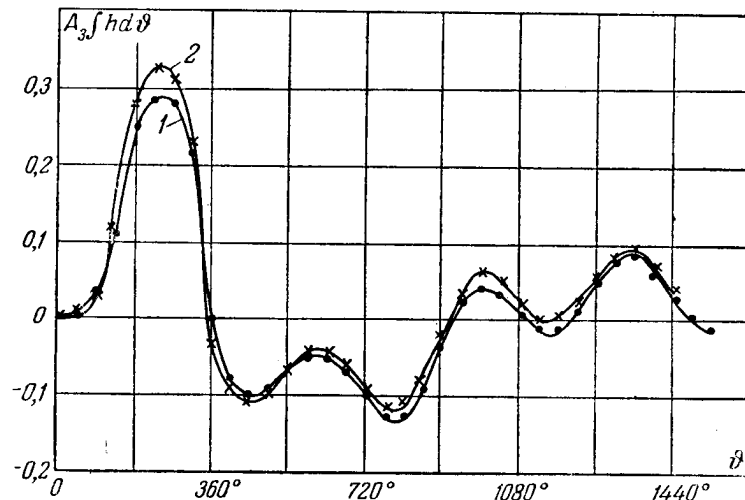


Рис. 3. Зависимости $A_3 \int h d\theta = f(\theta)$, полученные:

1 — при расчете методом фазовых семейств; 2 — при расчете на модели.

Условия расчета: $U = 100$ в, $R = 70$ ом, $C = 30$ мкф, $U_{C0} = 0$; $B_0 = 0$; $\varphi = 0^\circ$.

В процессе решения уравнения на модели были сняты области возбуждения третьей субгармоники в контуре с дросселем, имеющим сердечник из стали ХВП, в зависимости от величин активного сопротивления и емкости контура для четырех фиксированных значений начальной фазы приложенного напряжения.

Сравнение осциллограмм решения на модели с осциллограммами, снятыми при экспериментах, показало удовлетворительное качественное совпадение расчета с экспериментом. Для количественной оценки точности расчета были построены кривые напряжения на конденсаторе для одних и тех же значений параметров и начальных условий, полученные при эксперименте, а также в результате расчета на модели и расчета методом фазовых семейств (рис. 3 и 4).

Сравнение кривых рис. 3 показывает, что расхождение в определении наибольшего значения напряжения на конденсаторе в переходном процессе по методу фазовых семейств и при помощи модели не превышает 12%. Несколько большие расхождения получаются при сравнении результатов эксперимента

и расчета на модели (рис. 4). Здесь погрешность в определении наибольшего значения составляет также около 11—12%, однако в некоторых точках кривой погрешность увеличивается до 27—30%. Кроме того, замечен некоторый сдвиг по фазе между расчетной и экспериментальной кривыми.

Эти погрешности объясняются не только погрешностями, вносимыми моделью, но и тем, что при расчете на модели не учитывались гистерезисные явления. Поэтому, как и следовало ожидать, наибольшая погрешность получилась при расчете той части кривой напряжения на конденсаторе, которая соответствует появлению дополнительного импульса тока, когда процесс идет по

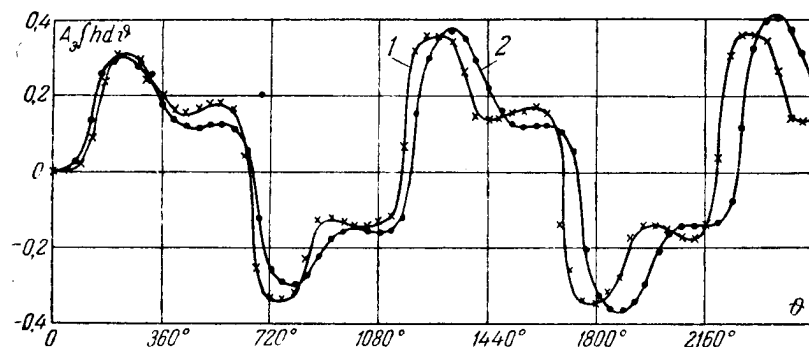


Рис. 4. Зависимости $A_3 \int h d\vartheta = f(\vartheta)$, полученные:

1 — при эксперименте; 2 — при расчете модели.

Исходные данные: $U = 130$ в, $R = 60$ ом, $C = 60$ мкф, $U_{c0} = 0$; $B_0 = 0$;
 $\varphi = 0^\circ$.

одному из частных гистерезисных циклов. Во всяком случае, можно утверждать, что расчет на модели дает погрешности, не превышающие погрешностей расчета графоаналитическими методами. Однако затраты времени на расчет по сравнению с графоаналитическими методами резко сокращаются, составляя всего несколько минут (время на расчет графоаналитическими методами исчисляется часами). Большим преимуществом расчетов на модели является возможность быстрого изменения коэффициентов уравнения, что вместе с наблюдением кривой решения на экране осциллографа с послесвечением позволяет очень наглядно оценить влияние различных факторов на вид решения исследуемого уравнения.

Работа по решению уравнения исследуемого контура на электронной моделирующей установке ЭМУ-5 показала, что при исследовании явлений в нелинейных системах следует широко применять электронные счетно-решающие устройства.

Выводы

Основные результаты работы заключаются в следующем:

а) Проведено экспериментальное исследование условий возбуждения субгармонических колебаний в простейшем колебательном контуре с нелинейной индуктивностью. В процессе исследования, явившегося дальнейшим развитием работ предыдущих авторов, установлены некоторые новые стороны явления субгармонического резонанса, а также обнаружены и исправлены некоторые ошибки и неточности ряда исследователей. Построение областей возбуждения субгармонических колебаний в относительных единицах позволяет применить результаты эксперимента для исследования колебательных контуров с широким диапазоном сочетаний параметров и начальных условий.

б) Для расчета переходного процесса в исследуемом контуре применен метод фазовых семейств. Доказано, что расчет этим методом дает удовлетворительные качественные и количественные результаты.

в) Проведено решение уравнения контура на электронной моделирующей установке. Показано, что расчет на модели дает удовлетворительное совпадение как с расчетом графоаналитическими методами, так и с экспериментом, требуя вместе с тем значительно меньших затрат времени по сравнению с графоаналитическими методами расчета переходных процессов в нелинейных системах.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. В. Миролубов и С. С. Рокотян, Линия электропередачи 400 кв Куйбышев—Москва, „Электричество“, 1952, № 7.
2. Л. Г. Кикнадзе, Субгармонические колебания в электрической цепи со сталью, Диссертация ЭНИН АН СССР, М., 1955.
3. Г. Р. Рахимов, Автопараметрические колебания в электрических цепях с нелинейной индуктивностью, Диссертация ЛПИ, Л., 1956.
4. Л. Ф. Дмоховская, В. И. Левитов, Субгармонические колебания в простейших схемах и в дальних электропередачах, „Электричество“, 1955, № 11.
5. Л. И. Мандельштам, Полное собрание трудов, т. II, Изд. АН СССР, 1947.
6. Н. М. Крылов, Н. Н. Боголюбов, Введение в нелинейную механику, Изд. АН УССР, 1937.
7. В. Е. Боголюбов, В. Л. Дятлов, Расчет переходных процессов в дросселях насыщения и элементах схем магнитных усилителей, Труды ВЗЭИ, вып. 4, 1954.
8. В. А. Трапезников, Б. Я. Коган, В. В. Гуров, А. А. Маслов, Электронная моделирующая установка типа ЭМУ-5, АН СССР, ИТЭИН, 1955.
9. S. J. Angello, The effect of initial conditions on subharmonic currents in a nonlinear series circuit, Trans. AIEE, т. 61, 1942.
10. W. J. McKune, M. F. Brust, Subharmonics in a series nonlinear circuit as influenced by initial capacitor charge, Trans. AIEE, т. 71, ч. I, 1952.
11. С. Hayashi, Forced oscillations in nonlinear systems, Osaka Print. Co., Japan, 1953.

АНАЛИЗ ПОГРЕШНОСТЕЙ И МЕТОД ОБРАБОТКИ РЕЗУЛЬТАТОВ ЭКСПЕРИМЕНТА ПРИ ИЗМЕРЕНИИ КОМПЛЕКСНОЙ ДИЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ ПРОНИЦАЕМОСТИ С ПОМОЩЬЮ КУМЕТРА

Аспирант В. Н. Кудин

Частотные характеристики комплексной диэлектрической проницаемости (К. Д. П.) различных веществ, приведенные в ряде экспериментальных работ, посвященных изучению диэлектрических свойств материалов (например, [Л. 1—3]), не соответствуют основным положениям о частотных характеристиках линейных диэлектриков.

Известно, что зависимость от частоты ω действительной ϵ' и мнимой ϵ'' составляющих К. Д. П. в области релаксационных явлений определяется функцией распределения времен релаксации:

$$\epsilon'(\omega) = \epsilon_{\infty} + (\epsilon_c - \epsilon_{\infty}) \int_0^{\infty} \frac{G(\theta) d\theta}{1 + (\omega\theta)^2}, \quad (1)$$

$$\epsilon''(\omega) = \frac{\sigma_0}{\epsilon_0 \omega} + (\epsilon_c - \epsilon_{\infty}) \int_0^{\infty} \frac{G(\theta) \omega\theta d\theta}{1 + (\omega\theta)^2}, \quad (2)$$

где σ_0 — сквозная проводимость;

ϵ_c — статическая диэлектрическая проницаемость;

ϵ_{∞} — проницаемость при частотах много больших частот спектра релаксации, но много меньших частот резонансных явлений;

$G(\theta)$ — нормализованная функция распределения.

На функцию $G(\theta)$ наложены следующие условия:

$$\int_0^{\infty} G(\theta) d\theta = 1; \quad G(\theta) \geq 0. \quad (3)$$

Из (1) следует первое основное положение:

А) Действительная составляющая K . Д. П. является монотонно убывающей функцией частоты.

Из общей теории колебаний линейных пассивных систем (см., например, [Л. 4]) вытекает второе основное положение:

$$\varepsilon'(\omega) = \varepsilon_{\infty} + \frac{2}{\pi} \int_0^{\infty} \frac{\eta \varepsilon''(\eta)}{\eta^2 - \omega^2} d\eta, \quad (4)$$

$$\varepsilon''(\omega) = \frac{\varepsilon_0}{\varepsilon_0 \omega} + \frac{2\omega}{\pi} \int_0^{\infty} \frac{\varepsilon'(\eta)}{\eta^2 - \omega^2} d\eta, \quad (5)$$

т. е.:

Б) Действительная составляющая K . Д. П. определяется частотным ходом мнимой составляющей с точностью до постоянного слагаемого, а мнимая составляющая — частотным ходом действительной с точностью до гиперболического слагаемого.

(4) и (5) известны в литературе как соотношения Крамерса-Кронига.

Увеличение проницаемости на каком-то интервале частоты, отмеченное авторами цитированных работ, можно объяснить либо какими-то резонансными явлениями, либо зависимостью электрических свойств исследуемых веществ от напряженности электрического поля даже при весьма слабых полях, либо наличием систематических погрешностей в результатах измерений. Несоответствие частотных характеристик соотношениям Крамерса-Кронига можно объяснить либо нелинейностью, либо наличием погрешностей.

Мы решили исследовать причины несоответствия теоретических положений экспериментальным данным и, учитывая, что большинство измерений, результаты которых вызывают сомнения, выполнено с помощью куметра, в первую очередь провести анализ погрешностей при применении этого метода. Это имеет значение и потому, что вопросам точности измерения K . Д. П. с помощью куметра посвящено весьма ограниченное число работ.

Обычно конденсатор с исследуемым веществом присоединяется параллельно настроенному конденсатору контура куметра. В этом случае при условии $Q_1 \gg 1$ и при любом значении Q_2 [Л. 5]

$$C_x = C_1 - C_2, \quad (6)$$

$$Q_x = \frac{Q_1 Q_2 (C_1 - C_2)}{(Q_1 - Q_2) C_1}, \quad (7)$$

где C_x и Q_x — входная емкость и добротность ветви, содержащей измеряемый конденсатор;

C_1 — значение входной емкости ветви с настроенным конденсатором до включения ветви с измеряемым конденсатором при максимуме напряжения на этой ветви;

Q_1 — величина, пропорциональная этому напряжению;
 C_2 и Q_2 — соответствующие величины, но при включенной ветви с измеряемым конденсатором (рис. 1).

Показания прибора C_n практически совпадают со значениями входной емкости ветви C только при частотах, меньших 5—10 Мгц. При более высоких частотах входная емкость ветви больше значения емкости по шкале конденсатора, проградуированного на низких частотах. Если пренебречь входной емкостью вольтметра, то

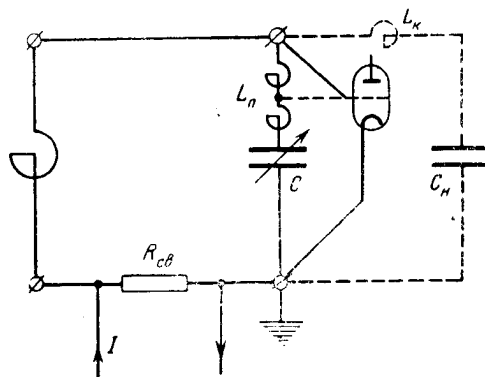


Рис. 1. Измерительный контур куметра.

$$C = C_n \frac{1}{1 - \omega^2 L_n C_n}, \quad (8)$$

где L_n — эффективная индуктивность ветви.

В существующих конструкциях куметров (например, типа КВ-1) сетка лампы вольтметра подключена не к внешнему зажиму прибора, а к платинам настроечного конденсатора. Очевидно, что напряжение на конденсаторе Q_n больше напряжения между внешними зажимами Q :

$$Q = k Q_n, \quad (9)$$

причем поправочный коэффициент k является функцией частоты и емкости настроечного конденсатора. Целесообразно переключить сетку лампы вольтметра на внешний зажим. При этом $Q = Q_n$.

В [Л. 6] имеется указание на изменение модуля сопротивления связи при изменении частоты. В исследуемых нами приборах типа КВ-1 этого явления не обнаружено.

В [Л. 7] указывалось на необходимость учета распределенной индуктивности коаксиальных фидеров, соединяющих измеряемый конденсатор с зажимами прибора. В дальнейшем было установлено, что даже при непосредственном присоединении измеряемого конденсатора к зажимам куметра при частотах, больших 5—10 Мгц, необходимо учитывать индуктивность очень коротких соединительных проводников и распределенную индуктивность измеряемого конденсатора.

Для измерения этих величин необходимо изготовить воздушный конденсатор точно такой же конфигурации, как и конденсатор с образцом. Если его емкость на «нулевой» частоте C_n , то

при измерении на высоких частотах справедливо соотношение

$$\frac{C_n}{1 - \omega^2 L_k C_n} = \frac{C_{1n}}{1 - \omega^2 L_n C_{1n}} = \frac{C_{2n}}{1 - \omega^2 L_n C_{2n}}, \quad (10)$$

где L_k — эффективная индуктивность ветви с измеряемым конденсатором.

Выполнив ряд измерений на частотах 10—50 МГц с помощью метода наименьших квадратов, можно найти наиболее вероятные значения величин L_n и L_k .

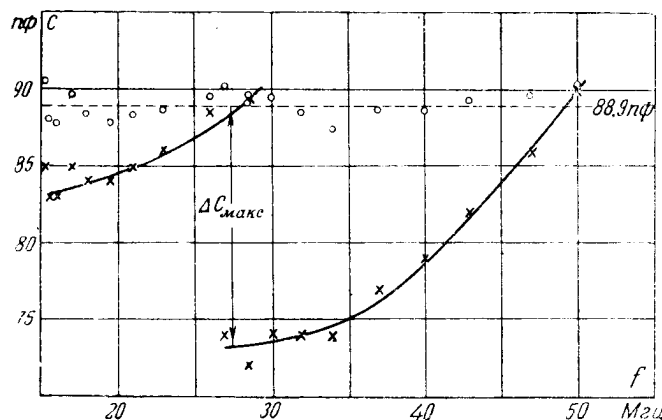


Рис. 2. Систематические погрешности при измерении емкости воздушного конденсатора.

× — без учета распределенных индуктивностей; ○ — с учетом распределенных индуктивностей.

Насколько большое влияние оказывают эти индуктивности на результаты измерений, видно из рис. 2. Действительная емкость воздушного конденсатора с тремя дисковыми электродами, из которых два крайних присоединялись к заземленному зажиму куметра, составляла 88,9 пф. L_k оказалась равной 0,0165 мкн. Среднее значение L_n , полученное в результате ряда измерений, равно 0,010 мкн.

Если не учитывать влияние индуктивностей, то систематическая погрешность в этом случае достигает 17%.

Предлагаемый метод учета паразитных параметров не является совершенно строгим, однако, как показывают многократные измерения воздушных конденсаторов и конденсаторов, заполненных веществом с хорошо изученными параметрами, он дает возможность исключить основную систематическую ошибку.

Измерение К. Д. П. вещества с помощью куметра является одним из случаев косвенного измерения двухмерной величины, поэтому к анализу случайных погрешностей К. Д. П. необходимо подходить на основании теории вероятностей для двухмерных величин.

Если

$$F(x_1, \dots, x_n) = F_1(x_1, \dots, x_n) + jF_2(x_1, \dots, x_n), \quad (11)$$

где F — косвенно измеряемая комплексная величина, а x_1, \dots, x_n — непосредственно измеряемые одномерные величины с нормальным законом распределения погрешностей, то совокупность случайных значений $F(x_1, \dots, x_n)$ образует нормальное эллиптическое распределение на плоскости. Геометрическим местом случайных точек с равной вероятностью появления является в этом

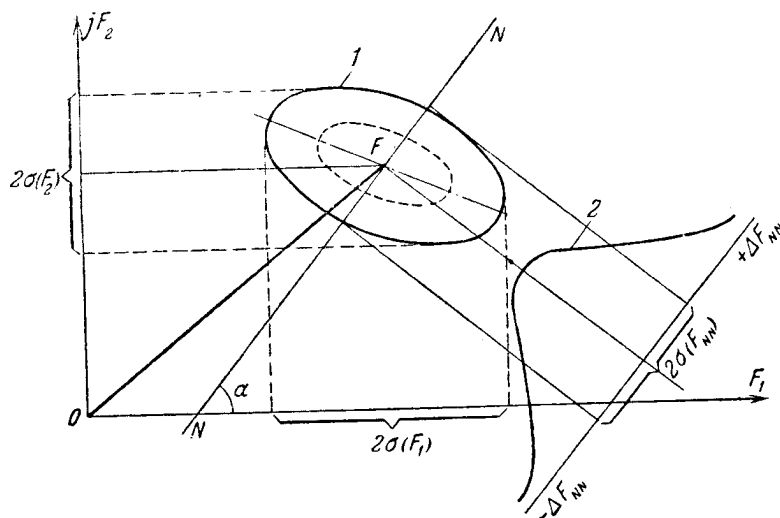


Рис. 3. Нормальное распределение случайных погрешностей на плоскости. 1 — главный эллипс погрешностей; 2 — функция распределения погрешностей проекции вектора F на направление NN .

случае семейство подобных и подобно расположенных эллипсов (рис. 3).

Погрешности проекции вектора F на произвольное направление NN , образующее угол α с осью действительных величин, в этом случае подчиняется нормальному закону распределения, причем квадрат среднеквадратичной погрешности равен

$$\sigma^2(F_{NN}) = \sum_{k=1}^n \left| \frac{\partial F}{\partial x_k} \right|^2 \cos^2(\alpha - \varphi_k) \sigma^2(x_k), \quad (12)$$

где

$$\varphi_k = \arg \left(\frac{\partial F}{\partial x_k} \right). \quad (13)$$

При измерении одномерных величин мерой точности может служить среднеквадратичная погрешность σ . При измерении двумерных величин мерой точности служит главный или среднеквадратичный эллипс погрешностей.

Известно, что проекция главного эллипса погрешностей на любое направление равна удвоенной среднеквадратичной погрешности проекции вектора, изображающего измеряемую величину, на это направление.

В простейшем случае

$$\tilde{\varepsilon} = \varepsilon' - j\varepsilon'' = F(C_1 C_2 Q_1 Q_2) = \frac{C_1 - C_2}{C_g} - j \frac{(Q_1 - Q_2) C_1}{Q_1 Q_2 C_g}, \quad (14)$$

где C_g — геометрическая емкость образца, а $C_1 C_2 Q_1$ и Q_2 — непосредственно измеряемые величины.

Нами сделано допущение, что погрешности непосредственно измеряемых величин подчиняются нормальному закону распределения.

В этом случае погрешности проекций $\tilde{\varepsilon}$ на оси координат найдем по (15) и (16):

$$\sigma^2(\varepsilon') = \frac{1}{C_g^2} [\sigma^2(C_1) + \sigma^2(C_2)], \quad (15)$$

$$\sigma^2(\varepsilon'') = \frac{1}{C_g^2} \left[\left(\frac{Q_1 - Q_2}{Q_1 Q_2} \right)^2 \sigma^2(C_1) + \frac{C_1^2}{Q_1^4} \sigma^2(Q_1) + \frac{C_1^2}{Q_2^4} \sigma^2(Q_2) \right]. \quad (16)$$

Среднеквадратичные погрешности непосредственно измеряемых величин приняты равными $1/3$ допустимых погрешностей данного измерения. Значения абсолютных (σ) и относительных (δ) среднеквадратичных погрешностей, принятых нами после тщательной градуировки прибора КВ-1, приведены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

$\sigma(Q)$	$\sigma_{zp}(C)$	$\delta(Q)$	$\delta_{zp}(C)$	$\Delta_{мин}(Q)$
2,00	$\frac{C}{300}$	$\frac{2,00}{Q}$	0,0033	1,0

При малых значениях Q_2 источником погрешности C_2 может быть неточность настройки в резонанс (σ_n). В этом случае

$$\sigma^2(C_2) = \sigma_{zp}^2(C_2) + \sigma_n^2(C_2) = \sigma_{zp}^2(C_2) + \frac{2}{9} \frac{C_1^2}{Q_2^3} \Delta_{мин}(Q), \quad (17)$$

где $\Delta_{мин}(Q)$ — минимальная величина заметного для экспериментатора изменения положения указателя добротности при изменении емкости;

$\sigma_{zp}(C_2)$ — погрешность за счет неточности градуировки шкалы конденсатора.

Чтобы иметь возможность оценить точность предполагаемого измерения, необходимо выразить погрешности через ожидаемые значения параметров измеряемого конденсатора C_x и Q_x .

Если для вычисления $\tilde{\varepsilon}$ справедливо (14) и можно пренебречь неточностью настройки в резонансе, то относительные среднеквадратичные погрешности можно вычислить по (18), (19) и (20):

$$\delta^2(\varepsilon') = \frac{2 - 2\gamma + \gamma^2}{\gamma^2} \delta^2(C), \quad (18)$$

$$\delta^2(\varepsilon'') = \delta^2(C) + \frac{(x+1)^4 + 1}{x^2} \delta^2(Q), \quad (19)$$

$$\delta^2(\operatorname{tg} \delta) = \left(\frac{1-\gamma}{\gamma}\right)^2 \delta^2(C) + \frac{(x+1)^4 + 1}{x^2} \delta^2(Q), \quad (20)$$

где

$$\delta(Q) = \frac{\sigma(Q)}{Q_1}; \quad (21)$$

$$\gamma = \frac{C_x}{C_1} = \frac{C_1 - C_2}{C_1}; \quad (22)$$

$$x = \frac{C_x Q_1}{C_1 Q_x} = \frac{Q_1 - Q_2}{Q_2}. \quad (23)$$

Можно показать, что (18) — (20) справедливы для вычисления относительных среднеквадратичных погрешностей составляющих входной комплексной емкости любого двухполюсника.

Из (18) — (20) очевидно, что среднеквадратичная погрешность результата измерения тем меньше, чем меньше $\delta(C)$ и $\sigma(Q)$, и зависит от параметров измерительной схемы. Анализируя эти уравнения или аналогичные им, но полученные для других методов измерения К. Д. П. с помощью куметра, можно решить одну из основных задач теории погрешностей косвенных измерений — определить параметры схемы, при которых погрешности измерений минимальны.

Если измеряемый конденсатор $\tilde{\varepsilon}$ присоединяется непосредственно к зажимам куметра, т. е. если ε вычисляется по (14), то единственным произвольным параметром является емкость измеряемого конденсатора. При применении куметра КВ-1 она может изменяться в пределах $0 < C_x < 420 \text{ нф}$. При этом γ изменяется в пределах $0 < \gamma < 0,935$. Величина x также имеет определенные пределы изменения.

Среднеквадратичная погрешность действительной составляющей при постоянном значении $\delta(C)$ зависит только от γ . Коэффициент $(2 - 2\gamma + \gamma^2)/\gamma^2$ монотонно уменьшается при увеличении γ и при $\gamma = 0,935$ достигает своего минимального значения, равного 1,149, т. е. минимальная погрешность действительной составляющей

$$\delta_{\text{мин}}(\varepsilon') = 1,07\delta(C). \quad (24)$$

Минимальная погрешность мнимой составляющей достигается при минимальном значении коэффициента $[(x+1)^4 + 1]/x^2$, которое будет при $x = 1,109$. При этом

$$\delta_{\text{мнк}}^2(\varepsilon'') = \delta^2(C) + 16,9\delta^2(Q), \quad (25)$$

т. е. относительная погрешность ε'' (а также и $\text{tg } \delta$) всегда более чем в 4 раза больше относительной погрешности при измерении напряжения на контуре до включения измеряемого конденсатора.

Значение емкости измеряемого конденсатора, вычисленное из условия $\delta(\varepsilon') = \min$, не совпадает со значением, вычисленным из условия $\delta(\varepsilon'') = \min$.

Необходимо установить критерий наиболее точного измерения К. Д. П. Можно, например, считать наилучшим измерением такое, при котором

$$\sigma^2(\varepsilon') + \sigma^2(\varepsilon'') = \min. \quad (26)$$

Однако, если $\varepsilon' \gg \varepsilon''$, то при выполнении этого условия относительная среднеквадратичная погрешность мнимой составляющей может оказаться недопустимо большой.

Мы считаем, что наилучшими параметрами схемы следует считать такие, при которых

$$\delta^2(\varepsilon') + \delta^2(\varepsilon'') = \min. \quad (27)$$

Из (27) следует, что оптимальные условия измерения будут при значении x , удовлетворяющем уравнению

$$\frac{Q_1}{Q_x} \left(x - 2 \frac{Q_1}{Q_x} \right) \delta^2(C) + [(x+1)^2(x^2-1) - 1] \delta^2(Q) = 0. \quad (28)$$

Можно показать, что при действительных положительных x уравнение (28) имеет только один корень. Определив этот корень, по (23) можно найти значение γ . Если значение корня больше максимально возможного значения x или значение γ , вычисленное для данного значения x и Q_x , больше максимально возможного значения этой величины, то оптимальному условию измерения соответствуют предельное значение величин x или γ .

На рис. 4 показаны значения погрешностей $\delta(\varepsilon')$ и $\delta(\varepsilon'')$ и оптимальное значение емкости измеряемого конденсатора C_x в зависимости от добротности исследуемого вещества. Вычисление выполнено при максимальных значениях величин $C_1 = 450 \text{ пф}$ и $Q_1 = 250$. Так как практически трудно установить эти условия, то погрешности измерения будут всегда больше указанных.

После того как в результате измерения К. Д. П. при различных частотах получены два ряда экспериментальных точек ε'_i и ε''_i , задача заключается в том, чтобы наилучшим образом построить по этим точкам частотные характеристики. Частотные характеристики должны удовлетворять условиям А) и Б). Суще-

ствующие методы построения частотных характеристик (методы Фуосса-Кирквуда, Коула-Коула, Коула-Давитсона) позволяют решать эту задачу только для весьма ограниченного класса характеристик. Их основной недостаток заключается в том, что они не применимы при наличии заметных потерь сквозной проводимости. Предлагаемый ниже метод является в этом отношении более универсальным. Он заключается в сочетании хорошо известного принципа наименьших квадратов и требования выполнения условий А) и Б).

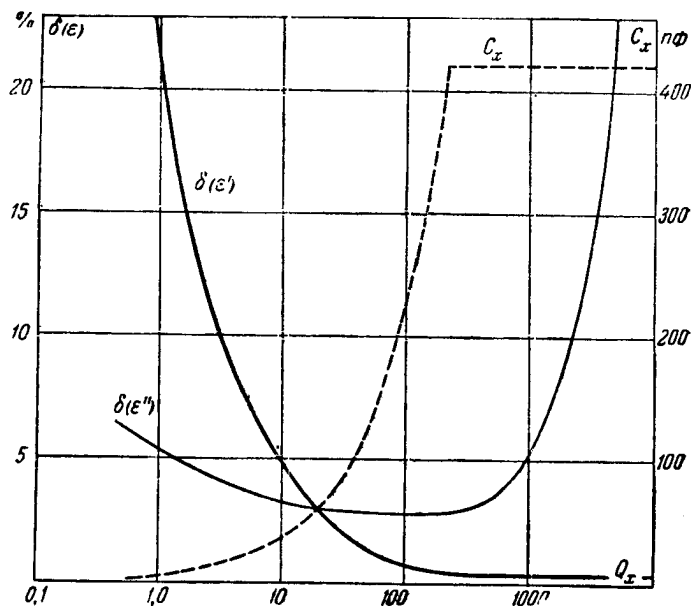


Рис. 4. Минимальные среднеквадратичные погрешности измерения комплексной диэлектрической проницаемости на кулметре КВ-1 при измерении напряжения с помощью вольтметра ВКС-7Б.

В случае одномерной величины сущность метода наименьших квадратов, как известно, состоит в том, что выбирается аппроксимирующая функция $f(k_1, \dots, k_m, z)$ и из условия

$$\sum_{i=1}^n [y_i - f(k_1, \dots, k_m, z_i)]^2 = \min \quad (29)$$

определяются m неизвестных параметров (k_1, \dots, k_m) этой функции, причем y_i — экспериментальное значение измеряемой величины при значении аргумента $z = z_i$; n — количество измерений.

При измерении К. Д. П. аппроксимирующие функции $\epsilon' = \epsilon'(\omega)$ и $\epsilon'' = \epsilon''(\omega)$ должны быть выбраны таким образом, чтобы они удовлетворяли условиям А) и Б).

Браухман и Макдональд [Л. 8] показали, что если действительная и мнимая части К. Д. П. выражаются функциями вида (1) и (2), то они удовлетворяют соотношениям (4) и (5). Следовательно, если аппроксимирующие функции выбрать вида (1) и (2), то условия А) и Б) будут выполнены.

Остается лишь подобрать такой вид функции распределения $G(\theta)$, при котором определение параметров функции $G(\theta)$ по методу наименьших квадратов не вызвало бы особых трудностей.

Наиболее простое решение получается при аппроксимации функции распределения линейной комбинацией элементарных функций $g(\theta)$, для которых известны аналитические выражения частотных характеристик:

$$G(\theta) = \sum_{j=1}^m \alpha_j g_j(\theta). \quad (30)$$

Частотные характеристики в этом случае выражаются линейной комбинацией известных функций, а система $m+2$ уравнений для определения m неизвестных нормирующих множителей $(\alpha_1, \dots, \alpha_m)$ и величин σ_0 и ε_∞ получается линейной.

Пользуясь тем обстоятельством, что частотные характеристики мало чувствительны к изменению функции распределения, можно применить весьма грубую аппроксимацию действительной функции распределения и выбрать такую аппроксимирующую функцию, при которой вычислительная работа минимальна. Наиболее простые выражения получаются при аппроксимации $G(\theta)$ суммой δ -функции Дирака:

$$G(\theta) = \sum_{j=1}^m \alpha_j \delta(\theta - \theta_j). \quad (31)$$

Временами релаксации элементарных функций (θ_j) приходится задаваться произвольно, исходя из характера предварительно „от руки“ построенных частотных характеристик.

При аппроксимации функции распределения выражением (31)

$$\varepsilon'(\omega) = \varepsilon_\infty + \sum_{j=1}^m \frac{k_j}{1 + (\omega\theta_j)^2}, \quad (32)$$

$$\varepsilon''(\omega) = \frac{\sigma_0}{\varepsilon_0 \omega} + \sum_{j=1}^m \frac{k_j \omega \theta_j}{1 + (\omega\theta_j)^2}, \quad (33)$$

где

$$k_j = \alpha_j (\varepsilon_c - \varepsilon_\infty). \quad (34)$$

Для определения неизвестных коэффициентов k_j и значений ε_∞ и σ_0 можно воспользоваться условием минимума суммы квадратов абсолютных отклонений:

$$\Phi_1(k_1, \dots, k_m, \varepsilon_\infty, \sigma_0) = \sum_{i=1}^m \left\{ p_i^2 [\varepsilon'_i - \varepsilon'(\omega_i)]^2 + q_i^2 [\varepsilon''_i - \varepsilon''(\omega_i)]^2 \right\} = \min, \quad (35)$$

где p_i и q_i — весовые коэффициенты действительной и мнимой составляющих при i -м измерении:

$$p_i = \frac{1}{\sigma(\varepsilon'_i)}; \quad q_i = \frac{1}{\sigma(\varepsilon''_i)}. \quad (36)$$

Условие (35) приводит к системе $(m+2)$ линейных уравнений вида

$$\frac{\partial \Phi_1}{\partial k_1} = 0. \quad (37)$$

Если значения ε' и ε'' между собой значительно отличаются или если одна из этих величин очень сильно изменяется при изменении частоты, то при выполнении условия (36) относительные отклонения наименьших по абсолютному значению экспериментальных величин от их расчетного значения могут быть очень большими. В этих случаях для определения неизвестных лучше исходить из условия минимума суммы квадратов относительных отклонений:

$$\Phi_2(k_1, \dots, k_m; \varepsilon_\infty; \sigma_0) = \sum_{i=1}^n \left\{ p_i^2 \left[1 - \frac{\varepsilon'(\omega_i)}{\varepsilon'_i} \right]^2 + q_i^2 \left[1 - \frac{\varepsilon''(\omega_i)}{\varepsilon''_i} \right]^2 \right\} = \min, \quad (38)$$

которое также приводит к системе линейных уравнений.

Для иллюстрации предложенных методов приведем следующий пример.

С целью выяснения возможности применения диэлектрического нагрева при очистке ото льда дорожных покрытий исследовались частотные характеристики загрязненного льда. Образцы по химическому составу и физической структуре соответствовали льду, образующемуся на дорожных покрытиях в естественных условиях. На рис. 5 представлены экспериментальные значения ε' и ε'' при температуре -5 и -10°C для образца с загрязнением 1,9%. Для одного ряда значений показаны среднеквадратичные погрешности. При вычислении погрешности действительной составляющей предполагалось, что погрешность при опре-

делении емкости коаксиального фидера не оказывает существенного влияния на погрешность результата, т. е.

$$\delta(\epsilon') = \delta(C_x) \frac{C_x}{C_x - C_{\phi}}, \quad (39)$$

где $\delta(C_x)$ — относительная среднеквадратичная погрешность входной емкости нагруженного фидера (C_x), а C_{ϕ} — емкость фидера.

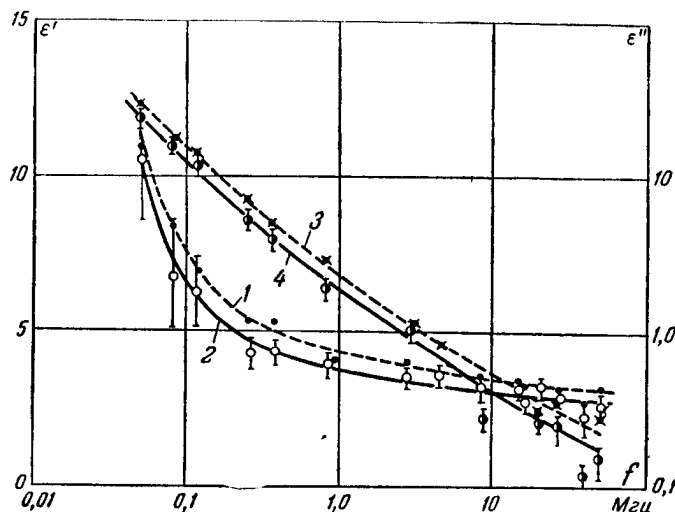


Рис. 5. Частотные характеристики загрязненного льда.
1 — ϵ' при $t = -5^\circ \text{C}$; 2 — ϵ' при $t = -10^\circ \text{C}$; 3 — ϵ'' при $t = -5^\circ \text{C}$; 4 — ϵ'' при $t = -10^\circ \text{C}$.

При вычислении погрешностей влиянием паразитных индуктивностей можно пренебречь.

Функция распределения была аппроксимирована суммой δ -функций с частотами релаксации 0,05; 0,10; 1,0 и 10 МГц. В результате решения системы шести уравнений были получены значения коэффициентов, приведенные в табл. 2.

Таблица 2

Температура, $^\circ \text{C}$	k_1	k_2	k_3	k_4	ϵ_∞	σ_0 , см/ом
— 10	12,6	0,01	0,97	0,58	2,78	$0,478 \cdot 10^{-6}$
— 5	10,2	1,08	1,03	0,63	3,20	$0,596 \cdot 10^{-6}$

Сравнивая значения коэффициентов k при температуре —10 и —5 $^\circ \text{C}$, можно сделать заключение, что «центр тяжести» функции распределения при повышении температуры сдвигается в область более высоких частот. Проводимость с ростом температуры несколько возрастает.

Графики, приведенные на рис. 5, получены при вычислении ϵ' и ϵ'' по (32) и (33) при значениях коэффициентов k_1, \dots, k_m и величин ϵ_∞ и σ_0 , приведенных в табл. 2.

Выводы

1. При измерении К. Д. П. с помощью куметра на частотах выше чем 5—10 Мгц в результатах измерения наблюдаются систематические погрешности, искажающие ход частотных характеристик. Предлагается метод учета и исключения этих погрешностей.

2. Среднеквадратичные случайные погрешности измерения зависят от значения параметров схемы, в частности от емкости конденсатора с образцом. Для каждого значения добротности исследуемого вещества существует оптимальное значение емкости, при котором погрешности минимальны. Предлагается ряд формул для вычисления оптимальной емкости измерительного конденсатора.

3. Применяя предложенный метод построения частотных характеристик, основанный на принципе наименьших квадратов, можно найти наиболее вероятный ход частотных характеристик. Рассчитанные по этому методу характеристики соответствуют основным положениям, предопределяющим частотный ход составляющих К. Д. П.

Работа была выполнена на кафедре Теоретических основ электротехники МЭИ под руководством проф. А. В. Нетушила.

ЛИТЕРАТУРА

1. М. С. Лапшин, Б. М. Фрадкин, Измерение характеристик стекол и склеивающих пленок в полях высокой частоты, Труды МЭИ, вып. XVIII, 1956.

2. К. А. Андрианов и С. А. Яманов, Органические диэлектрики и их применение в промышленности средств связи, Госэнергоиздат, 1949.

3. H. Osken, Beitrag zur Physik der Naturschäume, Kunststoffe, т. 44, 1954, стр. 558.

4. И. С. Гоноровский, Радиосигналы и переходные явления в радиоцепях, Связьиздат, 1954.

5. А. В. Нетушил, О применении схемы куметра для измерения малых добротностей, „Электричество“, 1955, № 11.

6. J. P. Newsome, The correction of Q-meter readings, Electronic Engineering, 26, 1954, стр. 408.

7. В. Н. Кудин, М. С. Лапшин, Измерение электрических параметров стекла при высокой температуре и высокой частоте, Труды МЭИ, вып. XVIII, 1956.

8. M. Brachman, R. McDonald, Relaxation-time distribution functions and the Kramers-Kronig relation, Physica, т. 20, 1954, стр. 1266.

**ЭФФЕКТ ФАРАДЕЯ В ПАРАФИНО-ФЕРРИТОВЫХ СМЕСЯХ
(ВЛИЯНИЕ РАЗМЕЛЬЧЕНИЯ МАТЕРИАЛА
НА ВНУТРЕННИЕ ПОЛЯ ФЕРРИТОВ)**

Аспирант В. Н. Купчинов

1. Сопоставление магнитных спектров сплошного и размельченного ферромагнетика показывает, что при размельчении материала происходит сдвиг частоты естественного резонанса, т. е. частоты, при которой вещественная часть магнитной восприимчивости χ' обращается в нуль, в область более высоких частот. Так, сплошной феррамик А в размагниченном состоянии имеет резонансную частоту около 2 000 МГц, в то время как резонансная частота для того же материала, размолотого в шаровой мельнице, равна 3 000 МГц [Л. 1].

Исследование эффекта Фарадея на размельченных материалах также обнаружило интересный результат: в порошкообразном состоянии магнетит, титаномагнетит и некоторые другие ферриты дают в области 10-сантиметровых волн аномальное вращение плоскости поляризации проходящей через них электромагнитной волны в сторону, противоположную той, в которую вращают те же материалы в сплошном состоянии [Л. 3].

Эти факты подтверждают имеющиеся в литературе высказывания о том, что при размельчении материала его свойства не просто ослабляются пропорционально концентрации, но претерпевают более глубокие изменения [Л. 4—6]. В частности, названные явления находят объяснение в увеличении эффективных полей анизотропии при размельчении материала.

В данной работе описаны результаты экспериментального исследования эффективного поля анизотропии в зависимости от величины ферромагнитных частиц и сделана попытка дать качественное объяснение этой зависимости. Кроме того, приведены экспериментальные данные о влиянии на эффект Фарадея концентрации ферромагнетика в смеси и геометрических размеров образца.

2. Исследование производилось на никельцинковых ферритах типа О-400 и О-2000, а также на естественных ферритах — магнетите и титаномагнетите. Порошки получались размалыванием в ступке сплошных материалов с последующим более тонким измельчением путем растирания пестиком в фарфоровой чаше. Полученная смесь, содержащая частицы различной

величины, разделялась по фракциям на ситах. За средний размер частиц в выделенных фракциях бралась полусумма размеров ячеек сит, сквозь которое частицы прошли и на котором они остались.

В качестве связующего материала при изготовлении образцов использовался парафин как материал, практически лишенный потерь и удобный в обращении. В некоторых случаях для увеличения диэлектрической проницаемости смеси и, следовательно, электрической длины образца в смесь добавлялся порошок рутила. Однородность смеси достигалась тщательным перемешиванием исходных материалов при остывании расплавленного парафина. Необходимые размеры и форма придавались образцам в специальной пресс-форме. Отсутствие воздушных включений, которые могут образовываться при перемешивании смеси, контролировалось разрезанием образцов после измерений. В случае обнаружения раковин измерение повторялось. При исследовании свойств образцов в зависимости от одного параметра, например размера частиц, другие параметры (объемная концентрация феррита, геометрические размеры и т. д.) поддерживались неизменными.

Методика измерений заключалась в наблюдении угла вращения плоскости поляризации электромагнитной волны в зависимости от продольного намагничивающего поля (эффект Фарадея).

Экспериментальные установки выполнены по типу хогановской [Л. 7]. Погрешность измерений угла поворота в диапазоне 3-сантиметровых волн не превышает $\pm 1^\circ$, а в диапазоне 10-сантиметровых волн $\pm 2^\circ$.

3. На рис. 1 представлены кривые вращения плоскости поляризации, даваемые титаномagnetитовыми образцами при различных размерах частиц в зависимости от внешнего магнитного поля, а на рис. 2 по ним построена зависимость внешнего резонансного поля от размера частиц (кривая 1).

При гиромагнитном резонансе вещественная часть гиромагнитной проницаемости $\mu_2 = \mu'_2 - i\mu''_2$ обращается в нуль, а мнимая достигает максимального значения. Первое соответствует изменению направления вращения плоскости поляризации, а второе — максимуму гиромагнитных потерь. Любое из этих условий может быть взято для определения внешнего поля, соответствующего резонансному. В данном случае использовано первое.

Кривая 1 на рис. 2 показывает, что размер частиц титаномagnetита оказывает большое влияние на величину резонансного поля. При уменьшении частиц от 200 до 60 мк последнее падает примерно с 4 200 до 3 300 э. Уровень, отмеченный пунктирной линией, соответствует резонансному полю образца, частицы которого прошли через сито со стороны ячейки, равной 53 мк. Определить точно абсциссу этой точки нельзя, так как неизвестен минимальный размер частиц.

Если кривую 1 продолжить, то она пересечет ось ординат в точке, соответствующей примерно 3100 э, в то время как пунктирная кривая лежит на уровне 2900 э. Это дает основание предполагать, что для очень малых частиц зависимость резонансного поля от размера носит более резкий характер.

Кривая 2, полученная тем же методом, что и первая, дает зависимость внешнего резонансного поля от размера частиц для магнетита. Здесь также наблюдается значительный спад при

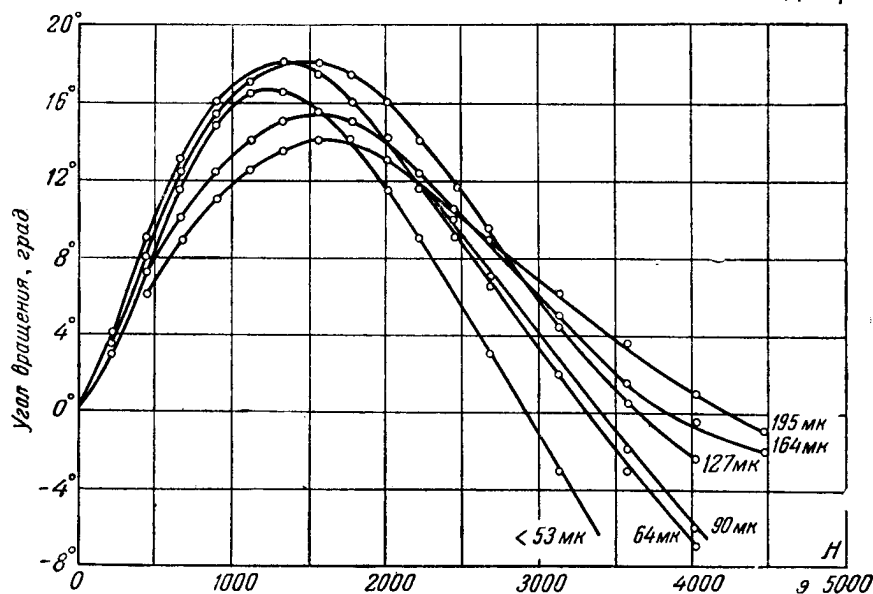


Рис. 1. Угол вращения плоскости поляризации в зависимости от внешнего магнитного поля при различных размерах частиц титаномагнетита.

уменьшении частиц. Пунктирной линией по-прежнему отмечен уровень, соответствующий частицам, меньшим 53 мк.

Ниже на примере магнетита показана методика определения эффективного поля анизотропии.

Поле, действующее на частицу, в общем виде дается выражением

$$H_i = H_e - N_{op} M_{cp} + K M_{cp} + L M_{cp} - N_{част} M, \quad (1)$$

где H_e — внешнее поле;

-- $N_{op} M_{cp}$ — размагничивающее поле формы образца;

$K M_{cp}$ — поле ближних частиц, пропорциональное магнитному моменту каждой частицы, а значит, и средней намагниченности M_{cp} ;

$L M_{cp}$ — поле дальних частиц, влияние которых эквивалентно действию однородной среды с намагниченностью M_{cp} ;

-- $N_{част} M_{cp}$ — размагничивающее поле формы самой частицы.

В отдельности поле ближних и поле дальних частиц зависят от того, как произведено разделение на ближнюю и дальнюю зону, однако на сумму $KM_{cp} + LM_{cp}$ выбор граничной поверхности не влияет. Обозначая через $\chi_{cp} = M_{cp} / (H_e - N_{ocp} M_{cp})$ среднюю восприимчивость образца, через $\chi = M / H_i$ — магнитную восприимчивость самого вещества и учитывая, что средняя намагниченность образца связана с намагниченностью частиц соотношением

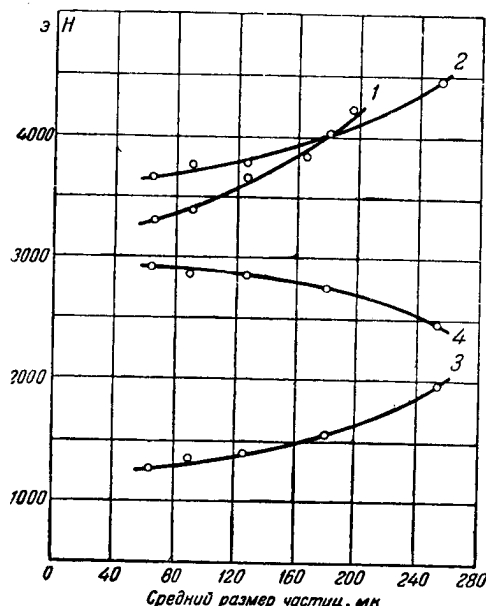


Рис. 2. Влияние среднего размера частиц на резонансное поле и поле анизотропии.

1 — внешнее резонансное поле титаномагнетита; 2 — то же магнетита; 3 — внутреннее резонансное поле магнетита; 4 — поле анизотропии магнетита.

$M_{cp} = vM$, где v — объемная концентрация магнитной фазы, получим следующую формулу для средней восприимчивости:

$$\chi_{cp} = \chi \frac{v}{1 - [(K + L)v - N_{част}] \chi}. \quad (2)$$

С другой стороны, существует ряд теоретических соотношений (формулы Максвелла, Олендорфа, Релея, Кондорского и др.), связывающих среднюю восприимчивость смеси с действительной восприимчивостью магнитной компоненты. По существу, эти соотношения отличаются друг от друга лишь тем, что величине $(K + L)$ придается то или иное значение. Мы воспользуемся из-

вестной формулой Лихтенеккера $\lg \mu_{cp} = v \lg \mu$, сопоставление которой с (2) дает для $(K+L)$ выражение

$$(K+L) = \frac{N_{аст}}{v} + \frac{1}{\chi v} - \frac{1}{(1+\chi)^v - 1}. \quad (3)$$

Задаваясь теперь различными значениями поля H_i , по кривой намагничивания материала находим M и χ и вычисляем $(K+L)$. Подставляя H_i , M , χ и $(K+L)$ в (1), находим соответствующие значения внешнего поля H_e . Таким путем был построен график $H_i = f(H_e)$ в предположении, что все частицы имеют сферическую форму, т. е. $N_{аст} = \frac{1}{3}$.

Коэффициент размагничивания формы образца принимался равным коэффициенту размагничивания эллипсоида вращения, отношение осей которого равно отношению длины образца к его диаметру. По полученному графику построена зависимость внутреннего резонансного поля от размера частиц магнетита (кривая 3).

Предполагая, что носителями магнитного момента являются только электронные спины, т. е. гироманнитное отношение $\gamma = g \cdot 0,88 \cdot 10^{-11} = 1,76 \cdot 10^{-11}$ к/кг, по известной формуле для резонансной частоты

$$\omega_0 = \mu_0 |\gamma| H \quad (4)$$

можем определить резонансное поле, в котором должен находиться электронный спин, чтобы частота прецессии равнялась частоте приложенного сверхвысокочастотного поля. Для 9 000 Мгц получаем $H = 3\,200$ э, что намного превосходит значения внутреннего поля, полученные экспериментально. Это несовпадение объясняется тем, что, кроме поля, обусловленного внешними источниками, внутри частиц действуют дополнительные поля, вызванные силами кристаллографической анизотропии, механических напряжений и т. д., которые могут быть представлены как некоторое эффективное поле анизотропии H_a . Биркс [Л. 8] дает теоретически выведенную формулу, устанавливающую связь между истинным резонансным полем, эффективным полем анизотропии и полем внешних источников:

$$H = \sqrt{H_a^2 + H_i^2}. \quad (5)$$

Вычисленное по этой формуле эффективное поле анизотропии изображено на рис. 2 кривой 4. При уменьшении среднего диаметра частиц с 253 до 64 мк эффективное поле анизотропии увеличивается с 2 460 до 2 920 э. Трудно утверждать, что полученные значения являются точными, однако факт увеличения эффективного поля анизотропии не подлежит сомнению.

Отсутствие данных о кривой намагничивания не позволило провести такую же обработку для титаномагнетитовых образцов.

Опыты, проделанные на ферритах О-400 и О-2000, показали, что в этом случае резонансное поле не зависит от размера частиц. Его значение колеблется вблизи величины 2 300 э для феррита О-400 и величины 2 500 э для феррита О-2000.

Для сравнения были проведены измерения на сплошных образцах из феррита О-2000. Максимальная напряженность внешнего поля 4 500 э, которую обеспечивает намагничивающий соленоид, оказалась недостаточной для достижения резонансных условий, что не позволяет воспользоваться описанной выше методикой определения эффективного поля анизотропии. Однако можно утверждать, что для сплошного феррита О-2000 оно не превышает 1 630 э, в то время как вычисления для размолотого материала дают значение 2 500 э. Таким образом, несмотря на отсутствие зависимости от размера частиц, переход от сплошного феррита к размельченному сопровождается значительным увеличением полей анизотропии.

Измерения на образцах из отожженного после размола феррита О-400 и феррита О-2000 в пределах возможных ошибок дали тот же результат, что и измерения на неотожженном материале. При отжиге магнетита в диапазоне 10-сантиметровых волн резко изменяется величина вращения, а на частоте 9 000 Мгц, кроме того, происходит некоторое изменение резонансного поля. Однако следует считать, что это вызывается скорее изменениями в структуре и химическом составе магнетита, происходящими при отжиге, чем влиянием механических напряжений, возникающих при размельчении.

Отметим качественное различие между характером вращения в диапазоне 3- и 10-сантиметровых волн. Так, образцы из смеси магнетита с парафином при увеличении постоянного поля дают на 3 см положительное вращение, которое после некоторого максимума уменьшается до нуля при резонансном значении поля, после чего изменяет знак на обратный. За положительный принимается поворот, происходящий в направлении тока намагничивающего соленоида, если смотреть вдоль распространения волны. В диапазоне же 10-сантиметровых волн вращение происходит сразу в отрицательном направлении.

Влияние частоты на характер вращения иллюстрируется кривыми, снятыми на образце из размолотого феррита О-400 (рис. 3). При частоте 2 200 Мгц кривая полностью лежит в отрицательной области; при более высоких частотах начальное вращение постепенно становится положительным и увеличивается с ростом частоты.

Размолотый феррит О-2000 на всех частотах 3- и 10-сантиметрового диапазона дает в слабых полях положительное вращение, однако при уменьшении частоты его величина также уменьшается, а точка, соответствующая резонансу, перемещается в область более слабых полей (рис. 4). Можно предполагать, что при некоторой частоте, меньшей 2 200 Мгц, вращение будет сразу отрицательным.

4. Серия экспериментов посвящена влиянию на эффект Фарадея концентрации в смеси магнитной компоненты. Объемная концентрация феррита О-2000, размолотого в шаровой мельнице, изменялась в пределах от 0,15 до 0,55. Как и следовало ожидать, максимальный угол вращения плоскости поляризации и максимальная эллиптичность волны при этом увеличиваются, однако интересно отметить другое: форма кривых, особенно эллиптичности, зависит от концентрации. Концентрация феррита влияет на электрическую длину образца, при определенных значениях которой создаются благоприятные условия для объем-

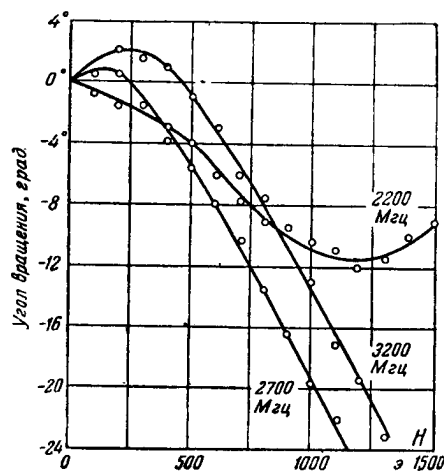


Рис. 3. Вращение плоскости поляризации в зависимости от внешнего магнитного поля при различных частотах на образце из размельченного феррита О-400.

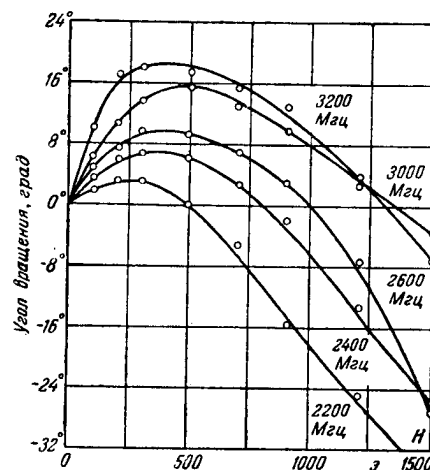


Рис. 4. Вращение плоскости поляризации в зависимости от внешнего магнитного поля при различных частотах на образце из феррита О-2000.

ного резонанса. Этим, вероятно, и объясняется наличие подъемов и провалов на некоторых кривых.

В наиболее отчетливой форме объемный резонанс проявляется при изменении геометрической длины образца. Было снято семейство кривых вращения в функции внешнего поля при различных длинах, по которому для нескольких значений поля построена зависимость угла вращения от длины образца (рис. 5). Как видно, угол вращения является нелинейной функцией длины и изменяется по кривой, близкой к синусоиде, наложенной на наклонную прямую. Это приводит к тому, что при определенных размерах образца увеличение длины вызывает уменьшение вращения. Так, для кривой, снятой при 675 э, увеличение длины с 12 до 15 мм приводит к уменьшению угла вращения с 48 до 15°, т. е. более чем в 3 раза. Это подтверждает теоретический вывод о том, что величина вращения на единицу длины не характеризует гиротропные свойства среды [Л. 9].

Угол вращения и эллиптичность волны, являющаяся также

нелинейной функцией длины, в слабогиротропном приближении могут быть построены аналитически по известным параметрам среды [Л. 3].

5. Способность ферромагнетиков поворачивать плоскость поляризации электромагнитной волны объясняется тем, что маг-

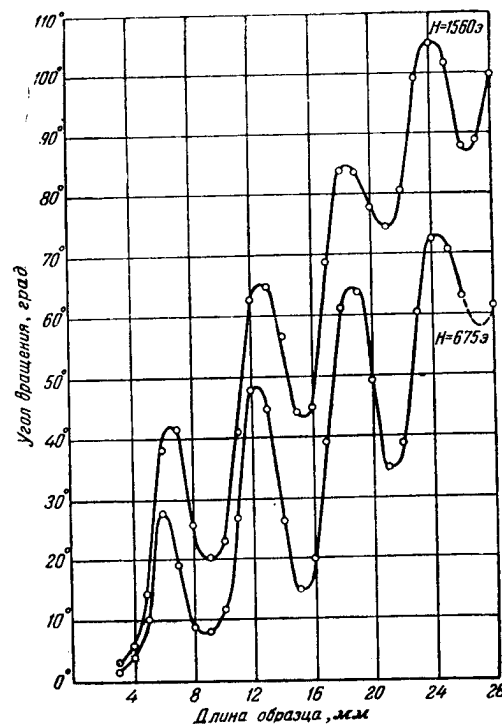


Рис. 5. Зависимость угла вращения плоскости поляризации от длины образца из феррита О-2000 с рутилом при напряженностях внешнего поля 675 и 1560 э.

нитная проницаемость намагниченного ферромагнетика становится тензорной величиной. Если постоянное поле направлено вдоль оси Z , то матрица тензора может быть приведена к виду:

$$\begin{pmatrix} \mu & -i\mu_z & 0 \\ i\mu_z & \mu & 0 \\ 0 & 0 & \mu_z \end{pmatrix}. \quad (6)$$

Для ферромагнетика, намагниченного до насыщения, значения величин μ , μ_z и μ_z впервые были вычислены Полдером [Л. 10].

Ненасыщенный ферромагнетик состоит из отдельных областей, в пределах которых намагниченность сохраняет постоянное значение. Магнитная и гиромагнитная проницаемость каждой

области может быть найдена по соотношениям Полдера, однако макроскопические параметры среды должны определяться путем усреднения по всему объему материала параметров отдельных областей. В этом случае в соответствии с теорией Радо [Л. 11] и Ван-Триера [Л. 12] гиромагнитная проницаемость образца, обладающего осевой симметрией относительно внешнего поля, дается выражением

$$\mu_z = \mu_0 < \cos \theta^k \chi_z^k >, \quad (7)$$

где $\cos \theta^k$ — косинус угла между намагниченностью k -й области и внешним полем;

$$\chi_z^k = \frac{\omega \mu_0 |\gamma| M^k}{\omega^2 - (\mu_0 \gamma H^k)^2} \text{ — гиромагнитная восприимчивость } k\text{-й области;}$$

M^k и H^k — соответственно намагниченность и эффективное поле k -й области;

$< >$ — знак усреднения по всевозможным направлениям θ^k .

При слабых внешних полях величина эффективного поля H^k , а следовательно, и знак гиромагнитной восприимчивости χ_z^k , определяются, в основном, внутренним эффективным полем анизотропии. Если это поле больше, чем $\omega/\mu_0(\gamma)$, то χ_z^k и макроскопическая проницаемость μ_z отрицательны при любом значении внешнего поля. Величина последнего посредством функции $\cos \theta$ влияет лишь на абсолютное значение μ_z .

Роль внутренних полей особенно велика для ферримагнетиков, т. е. веществ с двумя магнитными подрешетками, к классу которых относятся ферриты. Поле анизотропии входит в полное эффективное поле ферримагнетика с множителем

$$\frac{M_1 - M_2}{M_1 + M_2},$$

который может достигать больших значений, так как намагниченности подрешеток M_1 и M_2 имеют противоположные знаки [Л. 13].

С учетом этих обстоятельств отрицательное вращение плоскости поляризации на частоте 2 200—3 200 МГц, даваемое размельченным магнетитом и ферритом О-400, может быть объяснено возрастанием внутренних полей при размельчении материала и сдвигом частоты естественного резонанса в область более высоких частот. Для магнетита частота естественного резонанса выше 3 200 МГц, так что при любых внешних полях и приложенной частоте, не превышающей 3 200 МГц, вращение имеет отрицательный знак.

Частота естественного резонанса размельченного феррита О-400 равна примерно 2 600 МГц, поэтому на частоте 2 200 МГц вращение сразу отрицательно. На частотах, превышающих 2 600 МГц, в малых полях приложенная частота больше, чем ре-

зонансная, и вращение положительно; в сильных полях резонансная частота становится больше приложенной, и знак вращения изменяется на отрицательный.

Частота естественного резонанса всех испытанных материалов магнетита, титаномагнетита, феррита О-400 и феррита О-2000 меньше 9 000 *Мгц*, поэтому в диапазоне 3-сантиметровых волн вращение имеет нормальный характер, а эффект размельчения сказывается в том, что возрастающее поле анизотропии, добавляясь к внешнему, вызывает уменьшение внешнего поля, необходимого для резонанса.

Влияние степени размельчения ферромагнетика на эффективное поле анизотропии изучено мало, однако имеется ряд теоретических и экспериментальных работ [Л. 4, 5, 14], посвященных зависимости коэрцитивной силы от размера частиц.

Коэрцитивная сила и эффективное поле анизотропии, определенное по фарадеевскому вращению, являются различными проявлениями одной и той же величины — истинного поля анизотропии. В первом случае истинное поле анизотропии выступает в качестве причины, создающей остаточную намагниченность вещества. О его величине судят по тому внешнему полю, направленному навстречу намагниченности, которое необходимо приложить, чтобы снизить остаточную намагниченность до нуля. Во втором случае поле анизотропии приводит к прецессии электронных спинов вокруг некоторого эффективного поля, подобно тому как они прецессируют вокруг внешнего поля. Величина эффективного поля приравнивается внешнему, создающему ту же частоту прецессии.

Экспериментальные результаты [Л. 5, 14] подтверждают теоретический вывод о том, что с уменьшением размера ферромагнитных частиц коэрцитивная сила возрастает. Для частиц, приближающихся к однодоменному состоянию, изменение намагниченности происходит вследствие поворота электронных спинов, а не за счет смещения доменных границ. Процесс поворота встречает противодействие со стороны сил анизотропии, которые могут быть значительно больше, чем местные силы, препятствующие движению доменной границы. Этим и объясняется возрастание коэрцитивной силы при приближении частиц к однодоменному состоянию.

Удовлетворительной теории коэрцитивной силы многодоменных частиц нет, однако качественно явление может быть объяснено тем, что при уменьшении размеров частиц затрудняется образование зародышей перемагничивания, т. е. участков, намагниченных в направлении, противоположном основной фазе. Можно предполагать, что увеличение коэрцитивной силы с уменьшением частиц будет происходить более резко для одноосных кристаллов, чем для кристаллов с несколькими направлениями легкого намагничивания, и для правильных кристаллов, чем для структуры, состоящей из беспорядочно ориентированных деформированных кристаллов.

Вероятно, последнее обстоятельство является причиной того, что размер частиц влияет на эффективное поле анизотропии магнетита и титаномагнетита и не сказывается в случае ферритов. Исследованные магнетит и титаномагнетит обнаруживают в изломе отчетливую кристаллическую структуру, в то время как ферриты, получающиеся спеканием размолотых исходных материалов, подобной структуры не имеют.

В заключение сформулируем основные результаты работы:

1. Экспериментально подтверждено, что при размельчении сплошного материала эффективные внутренние поля увеличиваются.

2. Установлено, что величина внутренних полей зависит от размера ферромагнитных частиц в случае магнетита и титаномагнетита и не зависит в случае ферритов.

3. Поведение ферритов объяснено особенностями их кристаллического строения.

4. Экспериментально показано влияние объемного резонанса на фарадеевское вращение.

Работа выполнена на кафедре Теоретических основ электротехники под руководством проф. К. М. Поливанова.

ЛИТЕРАТУРА

1. Д. Радо, Р. Райт и В. Эммерсон, Ферромагнетизм при очень высоких частотах. Два механизма дисперсий в феррите. Статья 40 в [Л. 2].
2. С. В. Вонсовский, ред., Ферромагнитный резонанс. Сборник статей, ИЛ, 1952.
3. В. А. Фабриков, Эффект Фарадея в парафино-ферритовых смесях, диссертация, МЭИ, 1955.
4. Е. И. Кондорский, Однодоменная структура в ферромагнетиках и магнитные свойства мелкодисперсных веществ, ДАН СССР, 1950, т. 70, стр. 215.
5. Ч. Киттель, Физическая теория ферромагнитных областей. Статья 1 в сборнике «Физика ферромагнитных областей», ред. С. В. Вонсовский, ИЛ, 1951.
6. Н. Г. Катков и К. М. Поливанов, Магнитные спектры материала, обусловленные макроскопической структурой, Изв. АН СССР, сер. физ., 1954, т. 18, стр. 419.
7. К. Хоган, Ферромагнитный эффект Фарадея на сверхвысоких частотах и его применения. Вопросы радиолокационной техники, 1953, № 4.
8. Д. Биркс, Естественный ферромагнитный резонанс и резонанс в присутствии постоянного внешнего поля. Статья 35 в [Л. 2].
9. К. М. Поливанов, Я. Н. Колли и М. Б. Хасина, Вращение плоскости поляризации сантиметровых волн ферритовой шайбой, Изв. АН СССР, сер. физ., 1954, т. 18, стр. 350.
10. Д. Полдер, К теории ферромагнитного резонанса. Статья 8 в [Л. 2].
11. C. T. Rado, Theory of the microwave permeability tensor and Faraday effect in unsaturated ferromagnetic materials, Phys. Rev., 1953, т. 89, № 2.
12. A. A. Th. M. van Trier, Guided electromagnetic waves in anisotropic media, Appl. Sci. Res., 1953, т. 3, стр. 305.
13. R. K. Wangsness, Sublattice effects in magnetic resonance, Phys. Rev., 1953, т. 91, стр. 1085.
14. L. Néel, Some theoretical aspects of rock-magnetism, Adv. Phys., 1955, т. 4, 191.

БЫСТРОДЕЙСТВУЮЩИЙ МАГНИТНЫЙ УСИЛИТЕЛЬ

Аспирант Г. И. Кудрявцева

При проектировании следящих систем в ряде случаев желательно отказаться от применения электронных ламп и заменить их более дешевыми, удобными и надежными в эксплуатации магнитными усилителями. Обычные схемы магнитных усилителей обладают большой постоянной времени и обратным воздействием выхода усилителя на его вход, что ухудшает условия стабилизации следящих систем. В поисках магнитного усилителя, лишенного упомянутых недостатков, была, в частности, рассмотрена схема типа Лафси [Л. 1, 2], которая нашла применение в промышленности [Л. 3]. Ввиду отсутствия литературы по анализу работы и расчету схемы Лафси автором произведено исследование этой схемы и разработана методика расчета для случая активной нагрузки при управлении переменным и однополупериодным напряжением синхронной частоты.

В статье даются лишь краткое описание работы схемы, основные положения и выводы, методика расчета и приводятся основные результаты по испытанию макета усилителя, спроектированного согласно предложенной методике. Работа проводилась под руководством проф. Л. С. Гольдфарба.

Описание работы схемы

Исследуемая схема магнитного усилителя (рис. 1,а) состоит из комбинации двух односердечниковых схем с внутренней положительной обратной связью. Ниже дается описание работы односердечниковой схемы (рис. 1,б) как составной части схемы Лафси.

Изменение индукции ΔB сердечника, на котором имеется обмотка с числом витков w , равно:

$$\Delta B = \frac{1}{Sw} \int_{t_n}^{t_m} e dt,$$

где e —напряжение, приложенное к обмотке (за вычетом падения напряжения на ее активном сопротивлении);

S —площадь поперечного сечения сердечника,

т. е. изменение индукции пропорционально величине «поглощенной» сердечником вольтсекундной ($v \cdot \text{сек}$) площади приложенного к обмотке напряжения в интервале времени $t_n - t_m$.

Для данной схемы величина напряжения питания выбирается такой, чтобы $v \cdot \text{сек}$ -площадь его полуволны была достаточна для изменения индукции сердечника от $-B_s$ до $+B_s$, т. е. на $2B_s$ (рис. 2). При разомкнутом состоянии цепей смещения и сигнала (рис. 1, б) и при отсутствии вентиля в цепи нагрузки

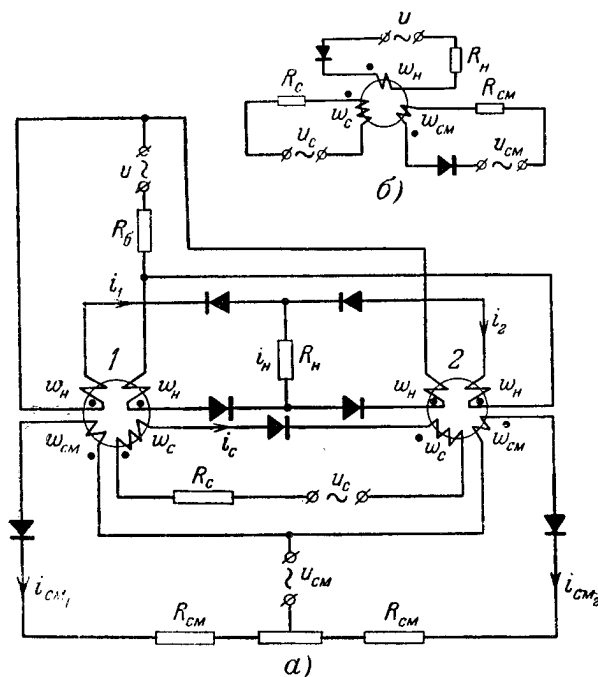


Рис. 1. Принципиальные схемы магнитного усилителя.
а — двухсердечниковые; б — односердечниковая как составная часть усилителя.

сердечник будет перемагничиваться в соответствии с приложенным напряжением и принятой петлей гистерезиса (рис. 2, а).

В том же случае, но при наличии вентиля (идеального) на обмотке будет отсутствовать размагничивающее напряжение, положим, отрицательной полуволны. Сердечник, раз насытившись, к началу каждого последующего положительного (намагничивающего) полупериода будет обладать индукцией, равной индукции насыщения. Поэтому никакой $v \cdot \text{сек}$ -площади этого полупериода не будет затрачиваться на изменение индукции и почти все напряжение приложится к нагрузке, вследствие чего в цепи установится максимальный ток, ограниченный только сопротивлением нагрузки и активным сопротивлением обмотки.

Увеличить величину этого тока при фиксированном напряжении не представляется возможным.

З то же время, если к началу намагничивающего полупериода индукция сердечника будет меньше B_s , то часть $v \cdot \text{сек}$ -площади этого полупериода затратится на изменение индукции от начального значения (B_0) до индукции насыщения (B_s), т. е. на «восстановление» его насыщенного состояния, и только оставшаяся «непоглощенная» часть $v \cdot \text{сек}$ -площади полупериода приложится к нагрузке, в результате чего ток будет протекать меньшей величины. Следовательно, в схеме с внутренней обратной связью при отсутствии смещения регулировать величину тока можно только в сторону его уменьшения. Для этой цели необходимо к началу положительного полупериода (который в даль-

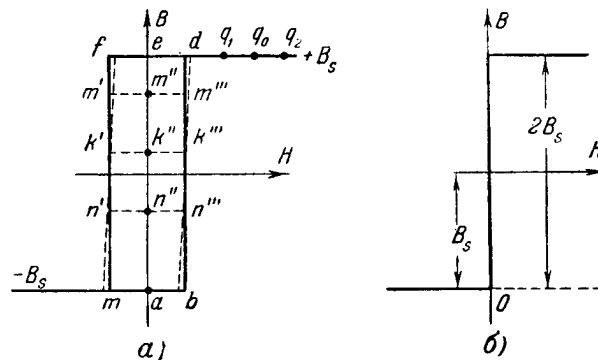


Рис. 2. Кривые намагничивания $B = f(H)$, используемые при анализе схемы.

нейшем будем называть рабочим) изменять начальную индукцию сердечника B_0 с тем, чтобы регулировать соотношение между $v \cdot \text{сек}$ -площадью, которая «приложится» к нагрузке, и $v \cdot \text{сек}$ -площадью, которая пойдет на восстановление индукции.

Таким образом, задача управления сводится к изменению величины B_0 .

Изменять величину B_0 возможно путем размагничивания сердечника в отрицательный полупериод с помощью шунтирования вентиля сопротивлением, что создаст проводимость этой полуволне, или с помощью специальной обмотки смещения (рис. 1,б). Изменяя величину напряжения смещения, мы тем самым изменяем величину B_0 , т. е. уровень, до которого размагничивается сердечник в отрицательный полупериод напряжения, который в дальнейшем будем называть полупериодом управления.

Если необходимо иметь изменение тока в нагрузке как в сторону его увеличения, так и в сторону его уменьшения, то управление следует производить с помощью двух обмоток, как показано на рис. 1,б. При этом обмотка смещения в полупериод управления будет всегда «выводить» сердечник из насыщения до

одного и того же уровня (например, до точки k' на рис. 2,а), вследствие чего в нагрузке установится ток, называемый током покоя, величина которого меньше, чем максимально возможный ток для данной схемы. Индукция за каждый период будет изменяться по частному циклу $k'' \rightarrow k''' \rightarrow d \rightarrow q_0 \rightarrow e \rightarrow f \rightarrow k' \rightarrow k''$ (рис. 2,а). Положение точки k' будет изменяться под воздействием напряжения сигнала u_c , причем если полярность напряжения u_c такова, что результирующее напряжение в полупериод управления на обмотках будет увеличиваться, то сердечник будет размагничиваться на большую величину и его индукция будет изменяться по частному циклу, например по $n'' \rightarrow n''' \rightarrow d \rightarrow q_1 \rightarrow e \rightarrow f \rightarrow n' \rightarrow n''$. Ток в цепи нагрузки уменьшится, так как на намагничивание (восстановление) сердечника затратится большая часть $v \cdot \text{сек}$ -площади рабочей полуволны, чем при отсутствии сигнала. Если полярность напряжения сигнала такова, что результирующее напряжение на обмотках уменьшится, то сердечник размагнитится на меньшую величину и его индукция будет изменяться, например, по частному циклу $m'' \rightarrow m''' \rightarrow d \rightarrow q_2 \rightarrow e \rightarrow f \rightarrow m' \rightarrow m''$. Ток в цепи нагрузки увеличится вследствие затраты меньшей части рабочей полуволны на намагничивание сердечника, чем при отсутствии сигнала. Из изложенного можно сделать вывод, что для схемы рис. 1,б существует рабочий полупериод, в течение которого в нагрузке может выделяться мощность, и полупериод управления, когда происходит установление начальной индукции B_c . При этом с помощью напряжения сигнала регулируется только момент насыщения сердечника или иначе угол его отпирания, что аналогично управлению тиратроном.

Исследуемая быстродействующая схема магнитного усилителя (рис. 1,а) состоит из комбинации двух вышеописанных схем, поставленных в соответствующие режимы, и обладает двухтактным действием.

Работа схемы заключается в следующем. Нагрузочные цепи обоих сердечников питаются в один и тот же рабочий полупериод, поэтому в нагрузке может протекать только однополупериодный ток. При отсутствии напряжения сигнала оба сердечника находятся в одинаковых режимах и индукция каждого из них будет изменяться за период, положим, по частному циклу $k'' \rightarrow k''' \rightarrow d \rightarrow q_0 \rightarrow e \rightarrow f \rightarrow k \rightarrow k''$ (рис. 2,а), вследствие чего оба сердечника откроются в один и тот же момент $t=t_0$ (рис. 3), т. е. будут иметь одинаковые статические углы отпирания, равные $\alpha_0 = \omega t_0$. Результирующий ток через нагрузку будет равен нулю.

При наличии сигнала (рис. 4) индукция одного сердечника будет изменяться по частной петле $m'' \rightarrow m''' \rightarrow d \rightarrow q_1 \rightarrow e \rightarrow f \rightarrow m' \rightarrow m''$ (рис. 2,а), а второго по петле $n'' \rightarrow n''' \rightarrow d \rightarrow q_2 \rightarrow e \rightarrow f \rightarrow n' \rightarrow n''$. В момент $t=t_1$ откроется сердечник 1, равновесие схемы нарушится и через нагрузку будет протекать ток до момента $t=t_2$, т. е. до тех пор, пока не откроется сердечник 2 и восстано-

вится равновесие схемы. Сказанное иллюстрируется на рис. 4 и 3, где e — напряжение, приложенное к одной из обмоток соответствующего сердечника. При изменении полярности сигнала сердечники обмениваются режимами и ток в нагрузке изменит свое направление. Работа схемы является циклической, т. е. все физические процессы повторяются каждый период, а именно: к началу рабочего полупериода каждый сердечник обладает начальной индукцией B_0 , которая может быть или одинаковой для обоих сердечников при отсутствии сигнала, или равной B_{01} и B_{02} при наличии сигнала. В рабочий полупериод индукция каждого сердечника меняется от начальной до индукции насыщения, т. е. к началу полупериода управления оба сердечника будут насыщенными. В полупериод управления оба сердечника выводятся из насыщения на величину индукции, определяемой величиной и полярностью (или фазой) сигнала. Очевидно, что в каждом периоде имеется отрезок времени, в течение которого оба сердечника являются насыщенными (рис. 4), т. е. в каждом периоде имеется отрезок времени, когда индуктивность сигнальных обмоток становится равной нулю и поэтому имеется возможность мгновенного установления изменения тока сигнала, вследствие чего запаздывание этого усилителя равно полупериоду или периоду частоты источника питания в зависимости от момента, когда произойдет изменение тока сигнала. Таким образом, исследуемая схема магнитного усилителя обладает минимально возможным запаздыванием, присущим всем схемам, работающим на несущей частоте. Следует отметить, что схема обладает именно запаздыванием, а не постоянной времени, как это имеет место для обычных магнитных усилителей, и ее быстродействие может быть обеспечено только при выборе соответствующего режима и параметров, обеспечивающих этот режим. Для определения параметров и данных режима, при которых обеспечивается работа усилителя с полупериодным запаздыванием, был произведен теоретический анализ работы последнего с учетом взаимного влияния всех его цепей.

При анализе использовался метод кусочно-линейной аппроксимации кривой намагничивания с последующим «припасовыванием» полученных решений. Исходной была принята кривая намагничивания с конечным наклоном боковых ветвей, далее был сделан предельный переход к прямоугольной петле (рис. 2,а).

Принятые допущения:

1. Сердечники, используемые в схеме, обладают одинаковыми магнитными статическими и динамическими характеристиками. Геометрические размеры обоих сердечников одинаковы.
2. Идентичные по своему целевому назначению обмотки сердечников имеют одинаковые параметры.
3. Вентили, используемые в схеме, обладают одинаковыми вольтамперными характеристиками и сопротивление каждого из них в прямом направлении равно r_n , а в обратном R_g .

4. Отсчет времени принимался согласно рис. 4, отсчет значений индукции — согласно рис. 2,б.
5. В качестве нагрузки рассматривается активное сопротивление R_{κ} .
6. Частота источника питания равна $\omega = \text{const}$.
7. Амплитуды напряжений питания и смещения считаем постоянными, т. е. $U_m = \text{const}$ и $U_{c.m.} = \text{const}$.
8. Величина напряжения питания выбирается такой, чтобы $v \cdot \text{сек}$ -площади его положительной полуволны при любом значении напряжения сигнала было достаточно для возвращения обоих сердечников в состояние насыщения.
9. Потери на вихревые токи не учитываются.

Основные результаты анализа

Характеристика усилителя, связывающая выходное напряжение с входным, имеет вид:

$$U_{\kappa.c.p} = - \frac{U_{c.c.p}}{4} \frac{\omega_{\kappa}}{\omega_c} \frac{R_{\kappa}}{R_{\kappa} + r_0} (\cos \alpha_3 - \cos \alpha_4), \quad (1)$$

где

$$r_0 = r_{\kappa} + r_g;$$

$\alpha_3 = \omega t_3$ и $\alpha_4 = \omega t_4$ определяют собой влияние ширины петли гистерезиса (рис. 4 и 3).

Под коэффициентом усиления мощности K_p следует понимать выражение

$$K_p = \frac{U_{\kappa.c.p}^2 / R_{\kappa}}{U_{c.c.p}^2 / 4 R_c}, \quad (2)$$

где $U_{c.c.p}$ — средняя (за период) величина однополупериодного напряжения сигнала.

Следует отметить, что при управлении полноволновым напряжением в качестве $U_{c.c.p}$ необходимо брать среднюю величину (за период) от одной полуволны (т. е. как от однополупериодного напряжения), так как наличие второй полуволны, которая прикладывается в течение рабочего полупериода, не оказывает влияния на работу усилителя благодаря соответствующему подбору параметров схемы.

Для данной схемы коэффициент усиления равен:

$$K_p = \frac{\omega_{\kappa}^2}{\omega_c^2} \frac{R_{\kappa} R_c (\cos \alpha_3 - \cos \alpha_4)^2}{4(R_{\kappa} + r_0)^2}. \quad (3)$$

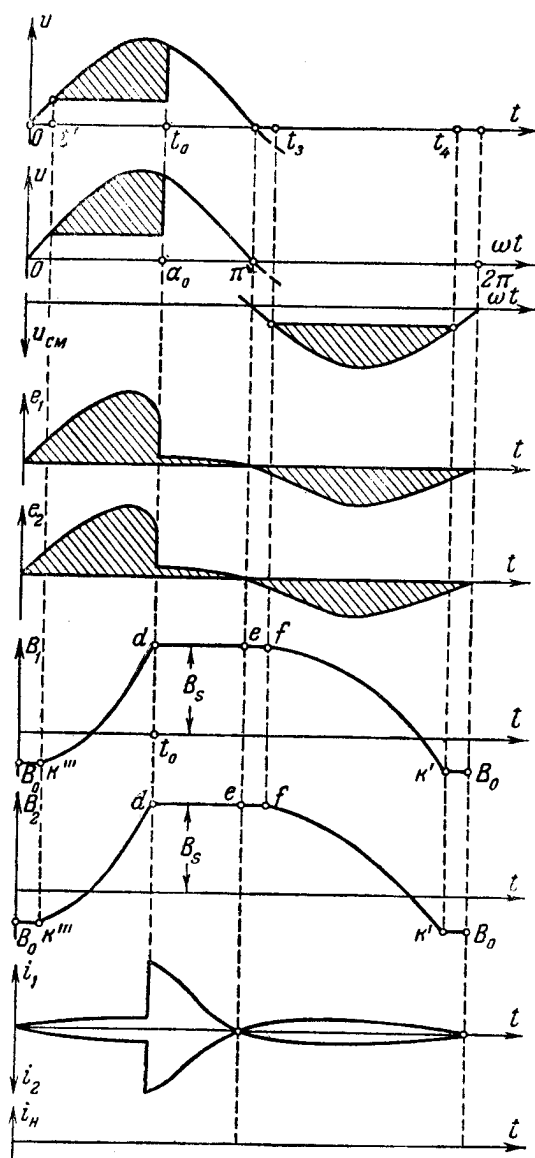


Рис. 3. Зависимости напряжения питания u , напряжения смещения $u_{см}$, напряжения на одной из обмоток e , индукции B , тока i , протекающего в каждой нагрузочной цепи, и тока нагрузки i_n от времени при напряжении сигнала $u_c = 0$.

Индексы 1 и 2 относятся соответственно к цепям сердечников 1 и 2.

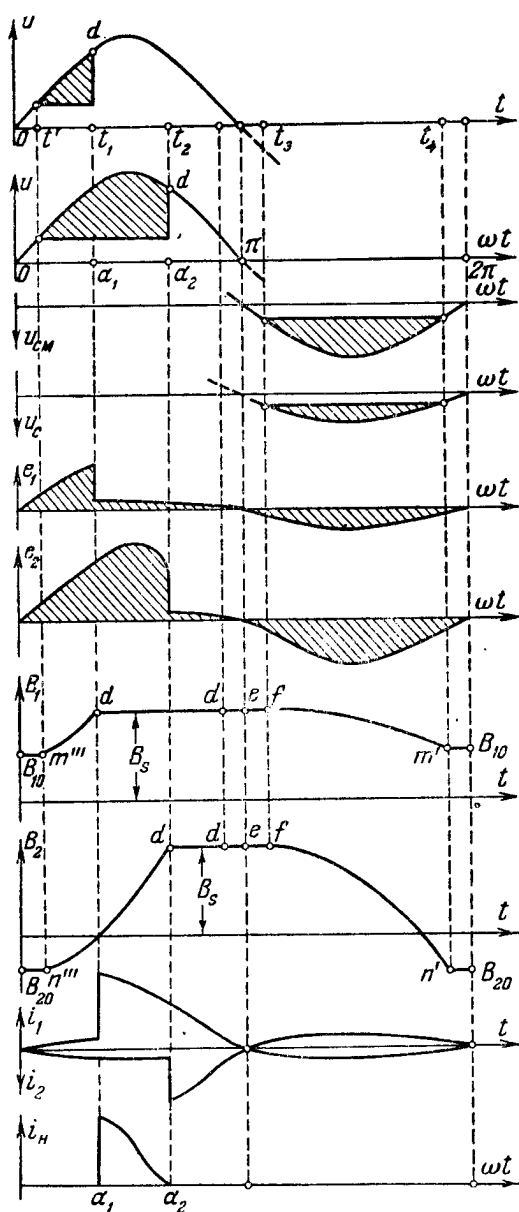


Рис. 4. Зависимости напряжения питания u , напряжения смещения u_{CM} , напряжения на одной из обмоток e , индукции B , тока i , протекающего в каждой нагрузочной цепи, и тока нагрузки i_n от времени при напряжении сигнала $u_c \neq 0$.

Необходимо указать, что:

1. Произвольное увеличение разницы между ω_n и ω_c не приводит к увеличению K_p , так как ω_n и ω_c связаны между собой так называемыми условиями согласования, которые здесь не приводятся, но которые нашли отражение в методике расчета. С учетом этих условий коэффициент усиления равен¹:

$$K_p = \frac{R_g R_n (\cos \alpha_3 - \cos \alpha_4)^2}{8(R_n + r_0)^2}. \quad (4)$$

2. Коэффициент усиления не зависит от частоты при условии, что наклон боковых ветвей петли удовлетворяет условию

$$\omega \frac{S \mu_0}{l_m} \mu_{\text{дик}} \gg R_g R_{cm} R_c,$$

где μ — магнитная проницаемость;

l_m — длина средней магнитной силовой линии сердечника;

S — сечение сердечника.

Методика расчета усилителя

Схема усилителя дана на рис. 1, а. При расчете допускаем, что материал сердечников имеет кривую намагничивания согласно рис. 2, б. Для этого случая имеем:

$$U_{н.ср} = \frac{U_{с.ср}}{2} \frac{\omega_n}{\omega_c} \frac{R_n}{R_n + r_0}; \quad (5)$$

$$K_p = \frac{\omega_n^2}{\omega_c^2} \frac{R_n R_c}{(R_n + r_0)^2}, \quad (6)$$

или

$$K_p = \frac{R_g R_n}{2(R_n + r_0)^2}. \quad (7)$$

Форма сердечников предполагается тороидальной. Расчет дается для одного каскада.

При конструировании усилителя должны быть заданы:

K_p — величина коэффициента усиления по мощности;

$I_{н.ср.макс}$ — максимальная средняя (за период) величина тока нагрузки;

R_n — сопротивление нагрузки;

R_c — активное сопротивление цепи сигнала (включая сопротивление источника питания).

¹ Уравнение (4) не имеет смысла при $R_g = \infty$.

Методика расчета усилителя при неизвестных габаритах сердечников¹. 1. Величину балластного сопротивления R_0 выбираем из условия

$$\frac{2}{3} R_{\kappa} < R_0 \leq R_{\kappa}.$$

Предпочитать следует выбор $R_0 = R_{\kappa}$.

2. Исходя из заданной величины $I_{\kappa, \text{ср. макс}}$ и других конструктивных соображений, необходимо выбрать тип вентиля для цепи нагрузки, определив тем самым значения его прямого сопротивления r_0 и обратного R_0 .

3. Полагая, что $r_{\kappa} = 0$, определяем величину коэффициента усиления, которую мог бы обеспечить каскад при данных условиях:

$$K_{p, \text{ макс}} = \frac{R_0 R_{\kappa}}{2(R_{\kappa} + r_0)^2}. \quad (8)$$

Учитывая, что в реальном усилителе $r_{\kappa} \neq 0$, задаемся величиной коэффициента усиления каскада $K_{p, \kappa} < K_{p, \text{ макс}}$.

4. Сравнивая величину $K_{p, \kappa}$ с заданным коэффициентом усиления K_p , можем установить ориентировочное число каскадов усилителя, которое уточнится в процессе последовательного проектирования каскадов от выходного ко входному.

5. Находим величину сопротивления нагрузочной обмотки

$$r_{\kappa} = \sqrt{\frac{R_0 R_{\kappa}}{2K_{p, \kappa}}} - (R_{\kappa} + r_0). \quad (9)$$

6. Исходя из величины $I_{\kappa, \text{ср. макс}}$ и допустимой плотности тока, определяем сечение провода нагрузочной обмотки s_0 (или его диаметр d_0). Длина одной обмотки равна:

$$l_0 = \frac{r_{\kappa} s_0}{\rho} = \frac{r_{\kappa} d_0^2}{1,27 \rho} \quad (10)$$

где ρ —удельное сопротивление провода.

7. Находим амплитуду напряжения питания:

$$U_m = \pi (R_0 + R_{\kappa} + 2r_{\kappa} + 2r_0) I_{\kappa, \text{ср. макс}} \quad (11)$$

и его действующее значение $U = \frac{U_m}{\sqrt{2}}$.

¹ Методика расчета усилителя при заданных габаритах сердечника не приводится.

8. Задавшись статическим углом отпираия α_0 , находим среднее значение тока покоя I_0 , протекающего в каждой нагрузочной цепи:

$$I_0 = \frac{U_m(1 + \cos \alpha_0)}{2\pi(R_G + R_K + 2r_K + 2r_B)}.$$

Для мощных каскадов, где желательно иметь по возможности меньшую величину собственного потребления усилителя, т. е.

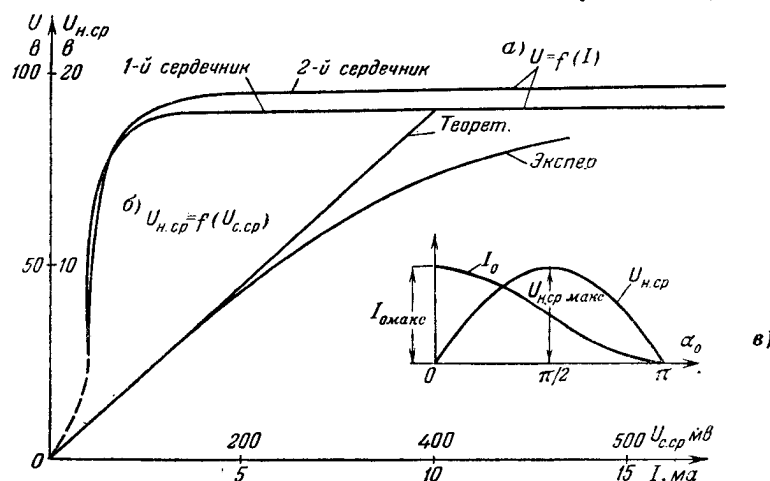


Рис. 5. Характеристики.

а — вольтамперные характеристики сердечников $U = f(I)$; б — теоретическая и экспериментальная характеристики усилителя: $U_{н.ср} = f(U_{с.ср})$; в — зависимости среднего напряжения на нагрузке ($U_{н.ср}$) и тока покоя (I_0) каждой нагрузочной цепи от статического угла отпираия (α_0).

потребления при отсутствии сигнала, значение α_0 следует брать в пределах:

$$\frac{\pi}{2} < \alpha_0 < \pi,$$

учитывая при этом получающееся уменьшение выходного напряжения, а следовательно, и коэффициента усиления, согласно графикам на рис. 5, в.

Если на собственное потребление не накладывается ограничений, то следует выбирать $\alpha_0 = \frac{\pi}{2}$, что соответствует максимальному коэффициенту усиления (рис. 5, в).

9. Задаем величину индукции B , на которую должна измениться индукция сердечника при „поглощении“ всей δ -сек-площади рабочего полупериода. Обычно $B \approx 2B_s$.

10. Определяем габариты сердечников. Равенство

$$B = \frac{U_m}{S \omega \omega_n} \quad (12)$$

определяет требования к габаритам сердечников и показывает, что для обеспечения заданного коэффициента усиления необходимо иметь определенной величины произведение

$$S\omega_{\kappa} = \frac{U_m}{B\omega}, \quad (13)$$

которое может быть удовлетворено для ряда значений S и ω_{κ} .

При проектировании усилителя могут быть предъявлены различные требования к соотношению между S и ω_{κ} при условии удовлетворения равенства (13). Поэтому это соотношение предлагается установить методом подбора с учетом удовлетворения условий (10), (13) и (14), проверяя при этом возможность размещения всех обмоток.

При выбранной площади поперечного сечения сердечника S другие его размеры, как внешний D и внутренний d диаметры, высота h и ширина a , влияют только на возможность размещения всех обмоток и получение нужных магнитных свойств, в данном случае — наилучшей прямоугольности динамических гистерезисных циклов при наименьшей их ширине. Автором не производились исследования по определению влияния соотношений геометрических размеров сердечников на работу усилителя, поэтому используются соотношения, указанные в [Л. 5], а именно:

$$\left. \begin{aligned} h &\approx 2a, \\ d &\approx 5,7a. \end{aligned} \right\} \quad (14)$$

Максимальное число витков $\omega_{\text{макс}}$, которое может быть размещено на сердечнике, равно:

$$\omega_{\text{макс}} = \frac{d_{\kappa}^2 - d_m^2}{(d'_0)^2} k_3, \quad (15)$$

где d_{κ} — внутренний диаметр каркаса сердечника;

d_m — минимальный внутренний диаметр, до которого может быть произведена намотка;

d'_0 — диаметр провода с учетом изоляции;

k_3 — коэффициент заполнения.

Так как значения $\omega_{\text{см}}$ и ω_c обычно значительно меньше, чем ω_{κ} , то возможность размещения обмоток будет определяться возможностью размещения нагрузочных обмоток.

Относительно выбора соотношения между S и ω_{κ} необходимо сделать следующее замечание. Предлагаемый метод расчета предъявляет требования не к абсолютной величине определяемых параметров схемы, а к их значениям относительно друг друга. Поэтому для каждого конкретного случая проекти-

рования будет иметь место минимально возможное число витков $\omega_{н.мин}$ и соответствующее ему значение $S_{макс}$:

$$\omega_{н.мин} = \sqrt{\frac{R_a}{2R_c}}, \quad (16)$$

$$S_{макс} = \frac{U_m}{B\omega_{н.мин}}, \quad (17)$$

при этом $\omega_c = 1$.

Полученное решение может не удовлетворить конструктора, так как величина $S_{макс}$ может получиться слишком большой и при выполнении условий (14) обмотки могут не заполнить всего возможного пространства. Но зато в этом случае можно при желании увеличить коэффициент усиления за счет уменьшения r_k , т. е. увеличения d_0 . Кроме того, выполнение сигнальной обмотки в виде одного витка не является хорошим конструктивным решением.

На основании сказанного конструктору предоставляется возможность уйти в область меньших значений S и больших ω_n и с учетом конструктивных требований и технологических возможностей найти наиболее целесообразное решение.

Если отказаться от выполнения условий (14), то при любом значении S можно подобрать значения h , D и d , которые обеспечат соответствующее размещение обмоток.

11. Сопротивление в цепи смещения $R_{см}$ следует брать по возможности большим, но необходимо учитывать, что с его увеличением уменьшается интервал управления t_3-t_4 , что приведет к уменьшению коэффициента усиления. Оптимальное значение $R_{см}$ следует устанавливать экспериментально для каждого материала. На первый случай величину его можно брать в пределах

$$R_{см} = 500 - 3000 \text{ ом},$$

исходя из потребления мощности цепями смещения.

12. Определяем число витков обмоток смещения $\omega_{см}$ и сигнала ω_c :

$$\omega_{см} = \omega_n \sqrt{\frac{2R_{см}}{R_a}}, \quad (18)$$

$$\omega_c = \omega_n \sqrt{\frac{2R_c}{R_a}}. \quad (19)$$

13. Амплитуда напряжения смещения равна:

$$U_{см.м} = U_m (2 - \cos \alpha_0) \frac{\omega_{см}}{2\omega_n}. \quad (20)$$

14. Определяем амплитуду напряжения сигнала, при которой обеспечивается максимальное выходное напряжение:

$$U_{c.m} = \frac{2\omega_c}{\omega_{c.m}} \left(U_{c.m.m} - \frac{\omega_{c.m}}{2\omega_n} U_m \right). \quad (21)$$

15. Производим расчет характеристики усилителя по уравнению (5). При расчете усилителя в некоторых случаях найденные значения параметров схемы, как, например, числа витков и др., приходится округлять, но при подсчете теоретической характеристики в (5) следует подставлять неокругленные значения.

Согласно описанной методике был спроектирован и испытан макет усилителя.

При проектировании использовались два готовых ленточных тороидальных сердечника, изготовленных из пермаллоя марки НП65. Размеры сердечника: $D=76$ мм, $d=61,6$ мм, $h=31$ мм.

Цель эксперимента заключалась в проверке методики расчета и определении влияния отклонений значений параметров от оптимальных.

Исходными данными для расчета служили:

- | | |
|------------------------------|-------------------------------------|
| 1. $I_{н.ср.макс} = 0,25$ а. | 4. $f = 50$ гц. |
| 2. $R_n = 70$ ом. | 5. $B_s = 1$ в·сек/м ² . |
| 3. $R_c = 5$ ом. | |

В качестве нагрузочных обмоток использовались имеющиеся на каждом сердечнике две обмотки со следующими параметрами:

$$\omega_n = 1078 \text{ витков}, \quad d_0 = 0,49 \text{ мм}, \quad r_n = 10,8 \text{ ом}.$$

Статический угол отпираания выбирался равным $\alpha_0 = \frac{\pi}{2}$.

В результате проведенного расчета были получены следующие данные:

$R_b = 70$ ом;	$R_{c.m} = 500$ ом;
$R_b = 125000$ ом;	$\omega_{c.m} = 100$ витков;
$r_b = 1,5$ ом;	$\omega_c = 10$ витков;
$K_p = 650$;	$U_{c.m.m} = 12,8$ в;
$U_m = 142$ в;	$U_{c.m} = 9,5$ в;
$U = 100$ в;	$U_{c.макс} = 1,29$ в;
	$U_{c.ср.макс} = 0,4$ в.

Результаты подсчета характеристики усилителя $U_{н.ср} = f(U_{c.ср})$ представлены на графике рис. 5,б.

На основании полученных данных был собран макет усилителя по схеме рис. 1,а.

Основные результаты эксперимента

1. Были сняты вольтамперные характеристики обоих сердечников. Результаты измерений представлены графиками на рис. 5,а.

2. Характеристика усилителя $U_{н.ср} = f(U_{с.ср})$ снималась при $U = 100$ в и $U_{см} = 11$ в. Результаты измерений представлены графиком на рис. 5,б.

Имеющееся расхождение экспериментальных данных с теоретическими объясняется несоответствием принятых допущений действительным условиям.

3. Время запаздывания усилителя равно:

$$\tau_z = 0,01 \text{ сек.}$$

4. При переходе от управления полупериодным напряжением к управлению переменным напряжением при всех прочих равных условиях величина выходного напряжения не изменялась.

Регулировка нуля усилителя осуществляется с помощью изменения сопротивлений цепей смещения, как указано на рис. 1,а. При этом цепь сигнала должна быть замкнута, а напряжение сигнала равно нулю.

Выводы

1. Проведенные теоретические исследования дали ясное представление о физических процессах, протекающих в схеме усилителя, позволили правильно объяснить его работу, выявить влияние отдельных параметров схемы и разработать методику расчета.

2. Результаты исследования показали, что данная схема лишена недостатков, присущих обычным магнитным усилителям: запаздывание не превышает одного периода частоты источника питания и благодаря соответствующему подбору параметров резко ослаблено обратное воздействие ее выхода на вход, что обеспечивает достаточно хорошую направленность в передаче энергии.

3. Четкой работе схемы способствует отсутствие сдвига фаз между током и напряжением в каждой ее цепи, при этом во всех интервалах времени периода (рис. 4) токи изменяются синусоидально.

4. Запаздывание усилителя определяется только частотой источника питания и не зависит от других параметров схемы. Повышая частоту, мы можем получить очень небольшие времена запаздывания без одновременного уменьшения коэффициента усиления.

5. Предлагаемая методика расчета усилителя проста, дает конструктору возможность найти наиболее целесообразное решение, исходя из имеющихся конструктивных и технологических

возможностей, и обеспечивает достаточно хорошее соответствие практических результатов теоретическим.

6. При испытании усилителя, спроектированного согласно предложенной методике при выходной мощности $P_{\text{м}} = 4$ вт и работающего на несущей частоте $f = 50$ гц были получены результаты:

$$K_p = 580, \tau_z = 0,01 \text{ сек}, \tau_{z, \text{макс}} = 0,02 \text{ сек}.$$

Добротность D при максимальном запаздывании равна:

$$D = \frac{K_p}{\tau_{z, \text{макс}}} = \frac{580}{0,02} = 29\,000 \text{ 1/сек}.$$

7. При каскадировании суммарное запаздывание усилителя увеличивается на полупериод несущей частоты на каскад.

8. Коэффициент усиления схемы определяется характеристиками вентиля и материала сердечников, а также качеством изготовления последних.

При существующих вентилях типа ДГЦ и таких сплавов, как НП65 и НКМ35, полученный коэффициент усиления не является предельным. В отдельных случаях для малоомной нагрузки он может быть увеличен в несколько раз (что создает особо благоприятные условия для каскадирования этих схем).

9. Проведенные исследования не охватывают всех возможных случаев применения этого усилителя, но помогут конструктору ориентироваться при его использовании в условиях, отличных от разобранных.

10. Указанные преимущества исследуемой схемы позволяют ее использовать в высококачественных следящих системах и других приборах автоматики.

ЛИТЕРАТУРА

1. C. W. Lufcy, A. E. Schmid, P. W. Burnhort, An improved magnetic servo amplifier, Trans. AIEE, т. 71, ч. I, 1952.
2. C. W. Lufcy and H. H. Woodson, Design consideration of the half-wave bridge magnetic amplifier, Trans. AIEE, т. 73, ч. I, 1954.
3. А. И. Демьянчик, Быстродействующий магнитный усилитель для следящих систем с двигателем переменного тока, „Автоматика и телемеханика“, 1956, № 3.
4. М. А. Розенблат, Магнитный усилитель, „Радиотехника“, т. 8, 1953, № 2.
5. О. А. Седых, Расчет магнитных усилителей на тороидальных сердечниках, „Автоматика и телемеханика“, 1956, № 5.
6. Р. Х. Бальян, Совместная работа магнитного усилителя с двигателем постоянного тока, диссертация ЛИАП, Ленинград.

РАЗДЕЛ ВТОРОЙ ЭЛЕКТРОНИКА И ПРИБОРЫ СВЕРХВЫСОКИХ ЧАСТОТ

ПОВЫШЕНИЕ ТОЧНОСТИ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧ НА ЭЛЕКТРОННОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МАШИНЕ НЕПРЕРЫВНОГО ДЕЙСТВИЯ

*Канд. техн. наук, доцент И. М. Тетельбаум
старший преподаватель Н. В. Челноков*

При проведении различных исследований, сводящихся к интегрированию обыкновенных дифференциальных уравнений при заданных начальных условиях, широко применяются электронные математические машины непрерывного действия, называемые также электронными моделирующими устройствами на постоянном токе.

В качестве основы построения решающих элементов в таких машинах используются усилители постоянного тока с большим коэффициентом усиления, работающие в режиме глубокой отрицательной обратной связи (рис. 1).

Передаточная функция этих элементов, характеризующая вид производимой элементом математической операции, определяется параметрами двухполюсников $Z_1(p)$ и $Z_2(p)$ (p — оператор):

$$U_{\text{вых}}(p) = -\frac{Z_2(p)}{Z_1(p)} U_{\text{вх}}(p). \quad (1)$$

Как известно, случайные погрешности таких элементов определяются в основном наличием дрейфа нуля усилителя.

Систематические погрешности определяются наличием паразитных параметров в цепях $Z_1(p)$ и $Z_2(p)$, конечностью коэффициента усиления и видом передаточной функции усилителя.

Наличие систематической погрешности решающих элементов приводит к тому, что на машине фактически решается дифференциальное уравнение, близкое к заданному, но более высокого порядка.

Обычно в этом, фактически решаемом уравнении члены, определяемые погрешностью, не очень существенны по сравнению с основными членами, так что погрешность лежит в допустимых пределах.

Однако в ряде задач характер решения определяется членами уравнения, величина которых невелика и соизмерима с чле-

нами, добавляемыми в уравнение от погрешности. В таком случае ошибка решения может достигать значительной величины.

Примером такой задачи может служить задача исследования автоколебательных систем. Здесь результат исследования зави-

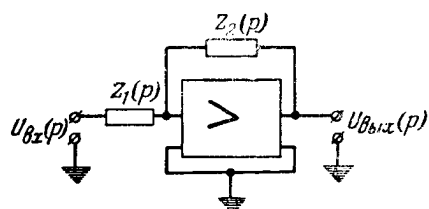


Рис. 1. Схема решающего элемента.

сит от точности задания значений сил положительного и отрицательного демпфирования, которые сами по себе достаточно малы по сравнению с инерционными и позиционными силами, входящими в уравнение колебательной системы.

Согласно вышесказанному вследствие наличия систематической погрешности решающих элементов вместо уравнения второго порядка, описывающего поведение нелинейной автоколебательной системы:

$$A_2 \frac{d^2 y}{dt^2} + a_1 f(y) \frac{dy}{dt} + A_0 y = 0, \quad (2)$$

на машине решается близкое к нему уравнение более высокого порядка:

$$a_{2n} \frac{d^{2n} y}{dt^{2n}} + a_{2n-1} \frac{d^{2n-1} y}{dt^{2n-1}} + \dots + a_3 \frac{d^3 y}{dt^3} + A_2 \frac{d^2 y}{dt^2} + a_1 f(y) \frac{dy}{dt} + A_0 y = 0, \quad (3)$$

где члены, определяемые погрешностью с коэффициентами a_i (при $i = 3, 4, \dots, 2n$), значительно меньше основных членов с коэффициентами A_0 и A_2 , но соизмеримы с членом $a_1 f(y) \frac{dy}{dt}$.

При $a_i \rightarrow 0$ (для $i = 1, 3, 4, \dots, 2n$) решение уравнения (3) имеет вид свободных незатухающих колебаний:

$$y = y_0 \sin(\omega_0 t + \varphi), \quad (4)$$

где

$$\omega_0 = \sqrt{\frac{A_0}{A_2}}. \quad (5)$$

Подставив (4) и (5) в уравнение (3), получим:

$$\left[\sum_{j=2}^n (-1)^j a_{2j} \omega_0^{2j} \right] y_0 \sin(\omega_0 t + \varphi) + \left[\sum_{j=2}^n (-1)^{j-1} a_{2j-1} \omega_0^{2j-1} \right] \times \\ \times \omega_0 y_0 \cos(\omega_0 t + \varphi) + A_2 \frac{d^2 y}{dt^2} + a_1 f(y) \frac{dy}{dt} + A_0 y = 0. \quad (6)$$

Отсюда видно, что уравнение (3) с достаточной точностью может быть приведено к виду:

$$A_2 \frac{d^2 y}{dt^2} + [a + a_1 f(y)] \frac{dy}{dt} + [A + A_0] y = 0, \quad (7)$$

где

$$a = \sum_{j=2}^{j=n} (-1)^{j-1} a_{2j-1} \left(\frac{A_0}{A_2} \right)^{j-1}; \quad (8)$$

$$\Delta A = \sum_{j=2}^{j=n} (-1)^j a_{2j} \left(\frac{A_0}{A_2} \right)^j. \quad (9)$$

Из рассмотрения уравнения (7) следует способ выявления и компенсации систематической погрешности.

В схеме машины, набранной для решения уравнения (2), временно устанавливается коэффициент $a_1 = 0$. Этим заданная система приводится к консервативной, описываемой уравнением

$$A_2 \frac{d^2 y}{dt^2} + A_0 y = 0 \quad (10)$$

с решением в виде (4). Затем задаются начальные условия и отрабатывается решение.

Отличие получаемого решения от свободных незатухающих колебаний вида (4) показывает наличие систематической погрешности, сводящей уравнение (10) к уравнению

$$A_2 \frac{d^2 y}{dt^2} + a \frac{dy}{dt} + [\Delta A + A_0] y = 0. \quad (11)$$

Компенсация систематической погрешности может быть осуществлена путем экспериментального подбора некоторого отрицательного или положительного демпфирования a , восстанавливающего незатухающие колебания, а также некоторого изменения коэффициента A_0 на величину ΔA , обеспечивающего совпадение частоты колебаний с требуемой теоретически по (5).

После компенсации погрешности вводится коэффициент a_1 и получаются требуемые решения заданного уравнения (2).

Разумеется, данным способом компенсируется систематическая погрешность лишь линейных решающих элементов, главным образом интегрирующих.

Методика решения задачи исследования автоколебательной системы с компенсацией систематической погрешности линейных решающих элементов может быть иллюстрирована примером работы, выполненной на кафедре Автоматики, телемеханики и математических машин МЭИ по заданию промышленности.

Постановка задачи следующая: дана нелинейная автоколебательная система с одной степенью свободы, описываемая уравнением

$$\frac{d^2 \alpha}{dt^2} - c_1 m_{\omega z} M \frac{d\alpha}{dt} + c_2 m_z^a M^2 \alpha = 0, \quad (12)$$

$$\begin{aligned} \text{где} \quad m_{\omega z} &= f(\alpha; M) = m_{\omega z_0} - m_{\omega z} = f_1(M) - f_2(\alpha; M); \\ m_z^a &= f(M). \end{aligned}$$

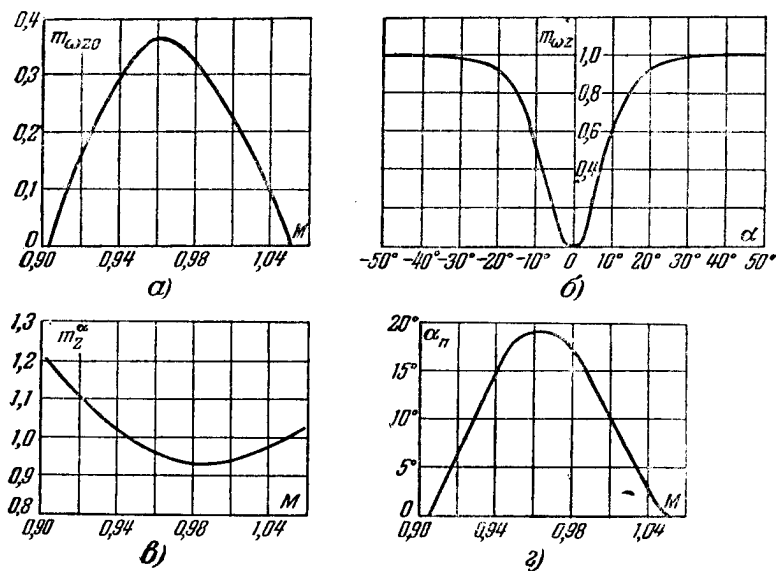


Рис. 2. Графики заданных нелинейных зависимостей.

Заданы:

1. Значения $c_1 = 5,51$; $c_2 = 1\,520$.
2. График $m_{\omega z 0} = f_1(M)$ (рис. 2, а).
3. График $m_{\omega z} \big|_{m_{\omega z 0}=0} = f_2(\alpha)$ (рис. 2, б).
4. График $m_z^\alpha = f_3(M)$ (рис. 2, в).
5. График $\alpha_n = f_4(M)$, где α_n — амплитуда предельного цикла автоколебаний (фиг. 2, г).
6. Значения $M = 0,9 — 1,05$ (восемь точек).
7. Начальные условия: $\alpha_1(0) = 2^\circ$; $\alpha_2(0) = 25^\circ$.

Требуется определить значения коэффициента $m_{\omega z}$, характеризующего вид функции затухания, при которых амплитуда предельного цикла автоколебаний имеет заданную величину α_n . Решение задачи производилось на электронной вычислительной машине непрерывного действия типа МН-2.

Уравнение (12) было представлено в следующем виде:

$$\frac{d^2 \alpha}{dt^2} = a_1 [a_2 + f_2(n\alpha)] \frac{d\alpha}{dt} - a_3 \alpha, \quad (13)$$

где

$$\begin{aligned} a_1 &= c_1 M = 5,51 M; \\ a_3 &= c_2 \cdot m_z^\alpha M^2 = 1\,520 M^2 f_3(M); \\ f_2(n\alpha) &= m_{\omega z} \big|_{m_{\omega z 0}=0} = f_2(\alpha); \\ &\quad M = \text{const} \\ n &= 0 — 1. \end{aligned}$$

Решение задачи сводилось к отысканию при каждом из восьми заданных значений M таких сочетаний значений n и a_2 , при которых амплитуда предельного цикла автоколебаний имеет заданную величину x_n .

Представленные на графике (рис. 2,а) значения $m_{\text{огз}}^{(1)} = f_1(M)$ являются частными случаями значений a_2 при заданных M .

Для решения задачи блоки машины соединялись по схеме, показанной на рис. 3.

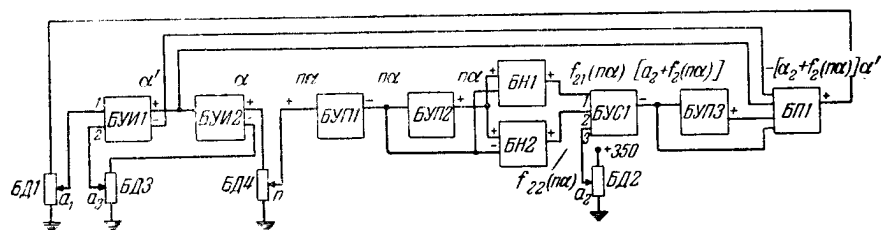


Рис. 3. Схема соединений блоков машины.

БУП1—блок интегрирующих усилителей; БУП2—блок усилителей перемены знака; БУП3—блок суммирующих усилителей; БУП4—блок нелинейности (функциональный блок); БУП5—блок произведения; БУП6—блок делителя.

Коэффициент $f_2(na)$ вводился с помощью блока нелинейности, в котором производилась линейно-кусочная аппроксимация заданной параболической зависимости $f_2(a)$. В целях повышения точности воспроизведения $f_2(a)$ использовались два блока нелинейности БУ, включенные параллельно и дающие соответственно правую и левую ветви параболы. Коэффициенты a_1, a_2, a_3, n вводились с помощью делителей БД.

В соответствии с вышесказанным решение сводилось к следующим операциям:

1. Установка на БД1 и БД3 значений коэффициентов a_1 и a_3 , соответствующих данному значению M .
2. Установка на БД4 $n=0$.
3. Подбор на БД2 значения коэффициента a_{20} , при котором устанавливаются незатухающие колебания с амплитудой, равной начальному условию $a(0)$.
4. Установка на БД2 различных значений $a_{21}=a_{20}+a_2$.
5. Подбор на БД4 значений коэффициента n , соответствующих каждому из установленных значений a_{21} , таким образом, чтобы устанавливались незатухающие колебания с амплитудой x_n , соответствующей данному M .
6. Проверка установления заданной амплитуды x_n предельного цикла автоколебаний при начальных условиях $a_1(0)=2^\circ$ и $a_2(0)=25^\circ$.

Такие операции повторялись для каждого значения M .

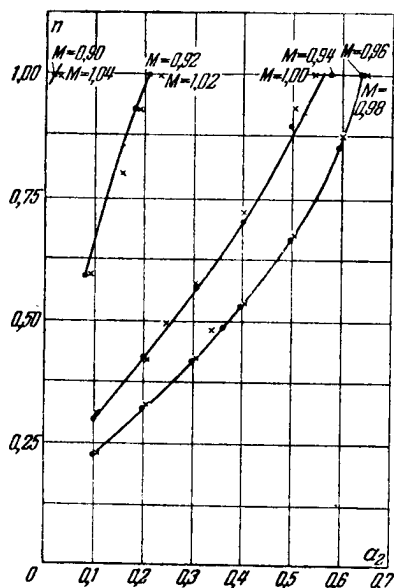


Рис. 4. Решение задачи $n=f(a_2)$ при $M=\text{var.}$

Найденные значения коэффициентов n и a_2 представлены на рис. 4 в виде кривых $n = f(a_2; M)$. Каждому значению M соответствует решение в виде серии точек—величин n при различных величинах a_2 .

Значения коэффициента a_2 совместно с коэффициентом n определяют вид функции затухания.

Значения коэффициента a_{20} определяются систематической погрешностью решающих элементов.

Сопоставление этих коэффициентов, приведенное в табл. 1, подтверждает сделанный выше вывод о соизмеримости величин членов, определяющих характер решения, и членов, вносимых систематической погрешностью.

Таблица 1

№ решения	1	2	3	4	5	6	7	8
$(a_2)_{\text{макс}}$	0,015	0,214	0,577	0,645	0,650	0,545	0,230	0,025
a_{20}	0,345	0,320	0,303	0,305	0,295	0,295	0,310	0,345

С целью проверки точности компенсации систематической погрешности проведено решение уравнения (13) при некотором постоянном положительном значении коэффициента a_2 и $n=0$ (при условии использования описанной методики компенсации погрешности). Как известно, в данном случае решение имеет вид:

$$\alpha = \alpha_n e^{-mt} \sin(\omega t + \varphi), \quad (14)$$

где α_n — начальное значение амплитуды;

$m = \frac{a_1 a_2}{2}$ — коэффициент затухания;

t — время;

$\omega = \sqrt{a_3}$ — частота колебаний;

φ — начальная фаза.

Логарифмический декремент затухания равен:

$$\vartheta = \ln \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_n} \right) = \frac{2m}{\omega} \pi k = 2,3 \lg \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_n} \right), \quad (15)$$

где α_1 — амплитуда 1-го цикла;
 α_k — амплитуда k -го цикла.

Следовательно, для 20 циклов колебаний

$$\lg \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_{20}} \right) = 27,3 \frac{a_1 a_1}{\sqrt{a_3}}. \quad (16)$$

Отсюда можно определить расчетное значение отношения амплитуд:

$$\beta_p = \frac{\alpha_1}{\alpha_{20}}. \quad (17)$$

Обработав и записав решение, можно определить отношение амплитуд, полученное экспериментально β_s , (также за 20 циклов).

Ниже приведены значения отношений амплитуд, рассчитанных и полученных экспериментально:

β_p	4,83
β_s	4,88

Из сопоставления результатов видно, что при условии компенсации систематической погрешности линейных решающих элементов получается решение, хорошо совпадающее с расчетным.

Для оценки влияния погрешности задания исходных данных на точность полного решения задачи было проведено экспериментальное определение вариации амплитуды предельного цикла автоколебаний $\Delta \alpha$, при вариациях коэффициентов решаемого уравнения $\Delta a_1, \Delta a_2, \Delta a_3, \Delta n$.

Результаты эксперимента для трех точек одного из решений ($M=0,96$) приведены в табл. 2. Вариации приведены в процентах от текущего (установленного) значения.

Из рассмотрения табл. 2 видно, что частные погрешности результатов решения в большинстве случаев не превышают погрешности установки исходных данных.

Исходные данные: коэффициенты решаемого уравнения, в том числе и нелинейный коэффициент $f_2(n\alpha)$, начальные условия, амплитуда предельного цикла, рассчитывались и устанавливались с тремя значащими цифрами.

Приведенный пример показывает, что описанная выше методика выявления и компенсации систематической погрешности линейных решающих элементов дает возможность повысить точность решения задачи.

Таблица 2

Коэффициент	Вариации					
	В точке 1		В точке 4		В точке 7	
	коэффициента, %	амплитуды, %	коэффициента, %	амплитуды, %	коэффициента, %	амплитуды, %
a_1	+ 11 — 11	16 18	+ 11 — 11	5 11	+ 11 — 11	8 9
a_3	+ 13 — 13	16 17	+ 13 — 13	9 7	+ 13 — 13	9 10
a_2	+ 21 — 21	13 8	+ 5 — 5	4 5	+ 3 — 3	4 5
n	+ 8 — 8	7 9	+ 4 — 4	5 3	+ 2 — 2	3 3

Указанная методика может быть использована также и при решении других задач, в которых выявление и компенсация систематической погрешности решающих элементов могут быть произведены путем не только сведения заданного уравнения к виду (10) и анализа синусоидального решения, но и путем сведения к уравнениям вида

$$A_1 \frac{dy}{dt} + A_0 y = 0 \quad (18)$$

и анализа экспоненциального решения. В этом случае точность решения проверяется путем наложения решений y и $\frac{dy}{dt}$.

Таким образом, сведя заданное уравнение к уравнению или системе уравнений с известным аналитическим решением, возможно выявлять и компенсировать систематическую погрешность решающих элементов и тем самым повышать точность решения задачи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. Е. Кобринский. Математические машины непрерывного действия, ГИТТЛ, 1954.
2. Г. Корн и Т. Корн, Электронные моделирующие устройства, ИЛ, 1955.
3. Труды Всесоюзного совещания по теории автоматического регулирования, т. III, Изд. АН СССР, 1955.
4. И. М. Тетельбаум, Модели физических систем, конспект лекций, Изд. МЭИ, 1955.

**РАЗРАБОТКА И ИСПЫТАНИЕ МЕТОДИКИ
АВТОМАТИЧЕСКОГО ОБЪЕКТИВНОГО КОНТРОЛЯ
ШИРИНЫ ЛИНИИ НА ЭКРАНЕ ЭЛЕКТРОННО-ЛУЧЕВЫХ
ТРУБОК**

*Канд. техн. наук, доцент Ю. М. Шамаев,
канд. техн. наук Г. Ф. Лисицын, инженер Э. А. Мельников,
инженер В. М. Овчинников, канд. техн. наук В. В. Скугарев,
инженер Д. Г. Титов*

1. Введение

Одной из важнейших характеристик электронно-лучевых трубок индикаторов является их разрешающая способность. Разрешающая способность в основном зависит от ширины линии—следа электронного луча на катодолюминофоре экрана трубок.

Все широко известные методы контроля ширины линии или непосредственно разрешающей способности являются субъективными и основаны на применении различных испытательных таблиц (тест-объектов). Простейшим вариантом испытательной таблицы является любой стандартный телевизионный растр. Применяя сжатие растра по «вертикали» и фиксируя его «высоту», при которой исчезает возможность отдельного восприятия строк (строки сливаются), можно определить ширину линии, поделив эту «высоту» на число строк.

Метод сжатия растра в силу своей простоты нашел широкое применение в промышленности. Однако ему присущи три существенных недостатка:

1. Малая точность, являющаяся следствием субъективности оценки момента исчезновения линейчатой структуры, что может дать разброс результатов измерений до 20—50%.

2. Невозможность полной автоматизации процесса контроля трубок, что также обусловлено наличием субъективного отсчета в процессе измерений.

3. Сравнительно большая длительность процесса сжатия растра; для электронно-лучевых индикаторов с большим временем послесвечения длительность процесса сжатия недопустимо велика, любая попытка ускорения сжатия приводит к большим ошибкам.

Из изложенного следует непригодность метода сжатия растра для автоматического быстродействующего объективного контроля ширины линии.

2. Сущность метода

Выбранный нами метод решения сформулированной выше задачи основывается на следующем, почти очевидном положении.

Распределение яркости по ширине линии определяется во всех случаях (в любой области спектра излучения) одной и той же четной функцией f_0^* :

$$\frac{B}{B_m} = f_0\left(\frac{r}{r_0}\right), \quad (1)$$

где B — значение яркости на расстоянии r от оси линии;
 B_m — максимальное значение яркости линии (на оси);
 $2r_0 = a$ — ширина видимой („эквивалентной“) равномерно освещенной щели.

Это положение подтверждается, например, работой, выполненной в МЭИ под руководством проф. В. А. Фабриканта. В указанной работе установлено, в частности, что ширина видимой щели соответствует ширине линии на уровне $B/B_m = 0,4$.

Очевидно, что $f_0(0) = 1$, $f_0(1) = 0,4$ и величина потока Φ равна:

$$\Phi = \int_{-\infty}^{+\infty} B dr = \alpha 2r_0 B_m = \alpha ab, \quad (2)$$

где

$$\alpha = \int_0^{\infty} f_0\left(\frac{r}{r_0}\right) d\left(\frac{r}{r_0}\right) = \text{const.} \quad (3)$$

Таким образом, ясно, что, измеряя напряжение $U_1 = K_1 \Phi$ и $U_2 = K_2 B_m$, можно легко определить видимую ширину линии a :

$$\frac{U_1}{U_2} = \frac{K_1 \Phi}{K_2 B_m} = \frac{\alpha K_1}{K_2} = Ka, \quad (4)$$

где

$$K = \frac{\alpha K_1}{K_2}. \quad (5)$$

В том случае, когда необходима отбраковка на годные ($a < a_0$) и брак ($a > a_0$), задача решается еще проще. Выбирая K_1 и K_2 такими, чтобы

$$K = \frac{\alpha K_1}{K_2} = \frac{1}{a_0}, \quad (6)$$

* Значение $f_0(1) = 0,4$ выбирается для наших условий эквивалентности ширины линии и щели; оно может быть и иным.

получим:

$$\frac{U_1}{U_2} = \frac{a}{a_0}. \quad (7)$$

Ясно, что в случае $U_1 < U_2$ трубки годны ($a < a_0$), а в случае $U_1 > U_2$ — брак ($a > a_0$).

В том и другом случае необходимо измерить напряжения U_1 и U_2 , а измеренные напряжения либо подать на блок сравнения или блок, производящий операцию деления. Безусловно, что с этой целью может быть применен любой из типов стандартных блоков деления $\frac{U_1}{U_2}$ или сравнения U_1 и U_2 . Поэтому в данной работе основное внимание уделено точности выполнения

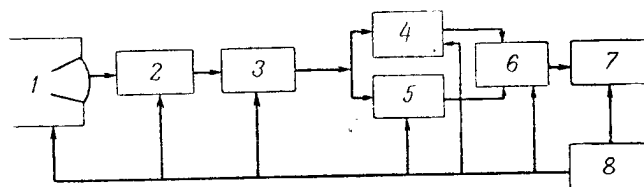


Рис. 1.

операции преобразования потока Φ в напряжение U_1 и B_m в напряжении U_2 .

Блок-схема устройства приведена на рис. 1.

Блок 1 — установка с испытуемой трубкой, обеспечивающая подачу всех номинальных напряжений на электроды трубки, развертку луча по горизонтали с номинальной величиной скважности и номинальным потенциалом модулятора и током фокусирующей катушки. Блок является стандартным.

Блок 2 обеспечивает оптическое укорочение линии, оптическое увеличение линии в поперечном направлении и механическую развертку изображения луча относительно щели — диафрагмы фотоумножителя.

Блок 3 преобразует световые сигналы в периодическую последовательность импульсов напряжения, форма которых повторяет кривую распределения яркости по сечению линии.

Блок 4 является пик-детектором, обеспечивающим получение напряжения U_2 .

Блок 5 служит для выделения постоянной составляющей («интегрирования») импульсов и получения напряжения U_1 .

Блок 6 — решающий или блок сравнения; блок 7 выполняет функцию исполнительного механизма для фиксирования результатов измерения.

Блок 8 является источником питания и хронизатором начала и конца процесса контроля или измерения.

Из рассмотрения блок-схемы очевиден и принцип ее действия: периодически снимается распределение яркости по ширине ли-

нии в виде напряжения, максимальное значение и постоянная составляющая которого сравниваются. Ниже приводится описание основных блоков, а также результаты эксперимента на макетах блоков.

3. Оптическая трансформация изображения линии и зеркальная развертка

Видимая ширина линии часто бывает различна в центре и на периферии экрана. Поэтому ее контроль должен производиться как в центре, так и на некотором расстоянии от центра экрана. Производя оптическое укорочение линии посредством цилиндрической оптики, можно легко осуществить измерения усредненной видимой ширины линии для всего экрана. Для этого достаточно осуществить такое укорочение линии, которое позволило бы «уложить» изображение линии в пределах длины фотокаатода фотоумножителя. Этим определяется требование к величине укорочения β изображения линии на щели фотоумножителя:

$$\beta = \frac{l_k}{d_s}, \quad (8)$$

где l_k — длина катода;
 d_s — диаметр экрана.

Оптическое увеличение γ ширины линии необходимо для обеспечения достаточной длительности импульса напряжения на выходе фотоумножителя, а также для обеспечения необходимой точности воспроизведения кривой распределения яркости по ширине линии при разумных размерах щели диафрагмы. Полагая ширину щели $d_{щ}$ равной $\frac{1}{m}$ части изображения видимой ширины линии γa , получим:

$$\frac{\gamma a}{m} = d_{щ}, \quad (9)$$

откуда

$$\gamma = \frac{m d_{щ}}{a}. \quad (10)$$

Длительность импульса τ напряжения U с выхода фотоумножителя может быть также найдена:

$$\tau_u = \frac{\gamma a}{\omega R} = \frac{60 \gamma a}{2 \pi R n} = 9,55 \frac{\gamma a}{R n}, \quad (11)$$

где ω — круговая частота вращения зеркала;
 R — расстояние от зеркала до щели;
 n — число оборотов зеркала в минуту.

Для оценки работы устройства существенна величина скважности импульсов η . Она определяется длительностью импульса τ_u и периодом повторения импульсов T_u :

$$T_u = \frac{60}{Nn}, \quad (12)$$

где N — число зеркал на вращающемся барабане.

Таким образом,

$$\eta = \frac{T_u}{\tau_u} = \frac{60 \cdot 2\pi n R}{Nn \cdot 60 \cdot nd_m} = \frac{2\pi R}{Nd_m}. \quad (13)$$

Эта величина существенна для оценки требования к «интегрирующему» блоку. При выполнении оптического блока следует иметь в виду, что ширина линии γa должна во время развертки полностью укладываться в пределах вращающегося зеркала. Следует также иметь в виду, что на величину U_1 , пропорциональную средней величине Φ , влияет только частота повторения

$$\dot{f}_u = \frac{1}{T_u} = \frac{Nn}{60}, \quad (14)$$

т. е. чем выше скорость вращения n и количество зеркал N , тем больше средняя величина потока Φ и U_1 .

Из-за отсутствия цилиндрической оптики в макете блока 2 увеличение изображения производилось посредством проекционной оптики с относительным отверстием 1:1,5. Развертка производилась вращающимся барабаном с шестью зеркалами от синхронного двигателя со скоростью вращения $n=750$ об/мин.

Применение цилиндрической оптики не ухудшит результаты эксперимента, так как укорочение линии приведет к возрастанию лишь ее интенсивности.

4. Преобразование световых импульсов в электрические

В качестве приемника световых импульсов целесообразно использовать фотоэлектронный умножитель. Использование фотоэлементов требует применения многокаскадного импульсного усилителя, что сильно усложняет схему и удорожает установку.

В данной схеме был использован фотосуммножитель типа ФЭУ-17. Схема его включения приведена на рис. 2. С ростом общего напряжения U_0 (напряжение питания) повышается чувствительность ФЭУ, но и возрастает темновой ток, шумы создают фон, сильно ухудшая этим работу схемы.

Поэтому общее напряжение питания выбирается на основе компромиссного выбора между чувствительностью и темновым током.

Экспериментально снятый график изменения темнового тока в зависимости от общего напряжения питания при двух напряжениях между анодом и последним элементом приведен на

рис. 3. Нужно еще учитывать, что максимальный ток через фотоумножитель ФЭУ-17 не должен превышать 100 мка.

Графики на рис. 4 показывают соотношение между анодным током и напряжением питания при разных анодных напряжениях и постоянной яркости линии на экране трубки. Из всех этих условий было выбрано общее напряжение питания равным 1250 в.

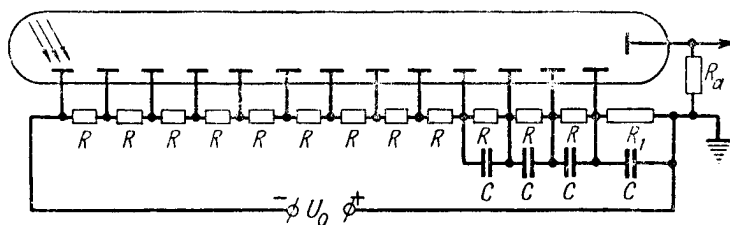


Рис. 2.

На рис. 5 приведены анодные характеристики ФЭУ-17 при различных световых потоках на фотокатод.

Световая характеристика в этих пределах линейна, что видно из кривых рис. 6. Стрелкой отмечена область световых потоков,

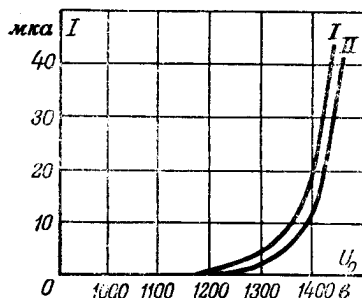


Рис. 3.

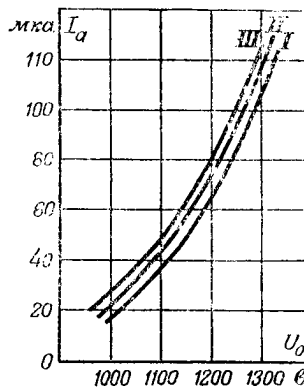


Рис. 4.

в которой отклонение характеристики от линейности не превышает 3%.

Величина R_a выбирается, так же как и для электронных ламп, построением нагрузочной прямой.

Анодное напряжение U_a создается за счет падения напряжения на сопротивлении R_1 (рис. 2). В данной схеме $U_a = 400$ в, $R_a = 2$ Мом; $R_1 = 2,8$ Мом; $R = 750$ ком; $U_0 = U + U_a = 1650$ в.

При прохождении коротких импульсов через фотоумножитель потенциал последних каскадов умножителя вследствие малой собственной емкости последних каскадов не остается постоянным, а испытывает резкие скачкообразные изменения (ток через

делитель не успевает пополнять заряд, уносимый с каскада вторичными электронами). Во избежание этого последние секции делителя напряжения шунтируются «подпитывающими» конденсаторами с емкостью $0,05 \text{ мкф}$ (см. рис. 2).

На рис. 7 и 8 даны фотография импульсов, получаемых в данной схеме фотоумножителя, и в том же масштабе калибровоч-

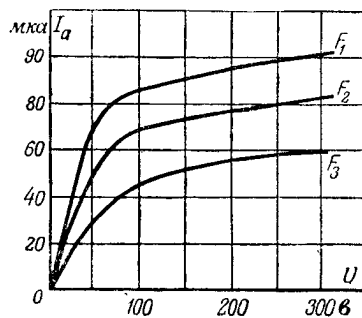


Рис. 5.

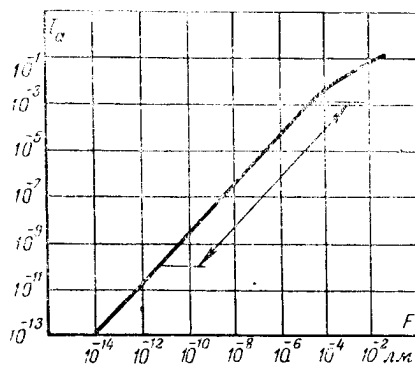


Рис. 6.

ное напряжение $U=90 \text{ в}$ (действующее значение частотой $1\,000 \text{ гц}$). Положительный зажим питания ФЭУ заземлен. Отрицательные импульсы напряжения с выхода ФЭУ через переходную емкость $C_{пер}$ подаются на вход катодного повторителя.

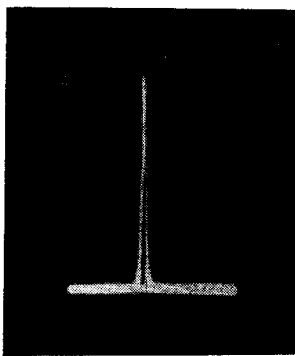


Рис. 7.

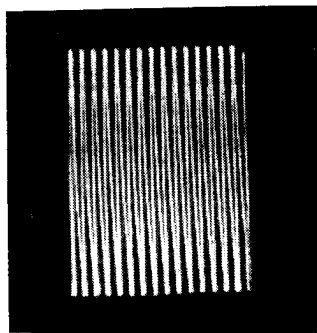


Рис. 8.

Каскад с катодной нагрузкой вследствие большей стабильности, лучшей линейности амплитудной характеристики, большего раствора сеточной характеристики и меньшей входной емкости может быть предпочтен каскаду с малой анодной нагрузкой. Схема катодного повторителя приведена на рис. 9.

Емкость C_a служит для ликвидации бросков напряжения на аноде лампы при прохождении импульсов.

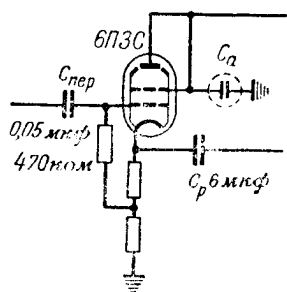


Рис. 9.

Данные каскада следующие: максимальная амплитуда входного сигнала при отсутствии искажений 100 в, коэффициент передачи 0,79. Каскад этот служит для усиления по мощности импульсов, получаемых с выхода ФЭУ.

Выбор емкости C будет рассмотрен ниже при рассмотрении работы «интегрирующей» цепи.

Конструктивно этот каскад выполняется вместе с ФЭУ, чтобы уменьшить расстояние между выводами анода ФЭУ и управляющей сеткой 6П3С, так как наличие в этой цепи паразитных емкостей на землю приводит, как показал опыт, к завалу переднего и заднего фронтов входного импульса.

5. Пик-детектор

Этот каскад служит для получения постоянного напряжения, пропорционального амплитуде импульсов, получаемых с ФЭУ. Схема его приведена на рис. 10. Принцип его работы следующий. Емкость C_1 заряжается через диод D . Разряжается она через сопротивление $R_1 + R_1'$. Форма напряжения на выходе пик-детектора показана на рис. 11. Пунктиром показан импульс

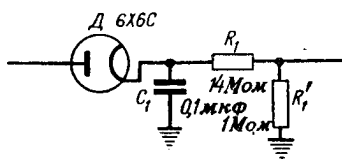


Рис. 10.

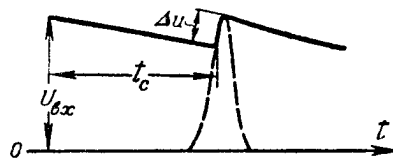


Рис. 11.

входного напряжения. Форма выходного напряжения показана сплошной линией. Емкость C_1 и сопротивления R_1 и R_1' рассчитываются исходя из допустимого спада напряжения ΔU , которым определяются пульсации выходного напряжения. Задаваясь напряжением пульсаций ΔU много меньшим, чем изменение амплитуды входных импульсов, имеем:

$$U_{вх} e^{-\frac{t_1}{\tau}} = U_{вх} - \Delta U,$$

где

$$\tau = (R_1 + R_1') C_1.$$

Сопротивление R_1' служит для деления выходного напряжения и из этих соображений выбирается.

В данной на фиг. 10 схеме $C_1 = 0,1$ мкф; $R_1 = 14$ Мом, диод 6X6C.

6. «Интегрирующая» цепь

Схема цепи интегрирования фактически является фильтром низких частот для выделения постоянной составляющей, пропорциональной Φ . Она приведена на рис. 12 вместе с общей схемой блока пик-детектора. Непосредственно «интегрирующими» элементами являются сопротивление R_4 и C_4 .

Возможен вариант применения многоячейковой «интегрирующей» цепи, и как показал опыт, многоячейковая «интегрирующая» цепь дает лучшие результаты. Так как импульсы на «интегрирующую» цепь подаются через разделительную емкость C_p , то для обеспечения возможности «интегрирования» после разделительной емкости C_p установлен диод \mathcal{L}_1 , который является восстановителем постоянной составляющей, равной $U_1 = k_1 \Phi$. Сопротивление R_c является выходным сопротивлением и одновременно сопротивлением утечки следующего каскада.

В данной схеме $R_4 = R_c = 200 \text{ ком}$, $C_4 = 1 \text{ мкф}$. С выхода 2 (рис. 12) снимается сигнал $U_2 = K_2' B$. С выхода 3 снимается сигнал $U_1 = K_1 \Phi$, пропорциональный площади импульса.

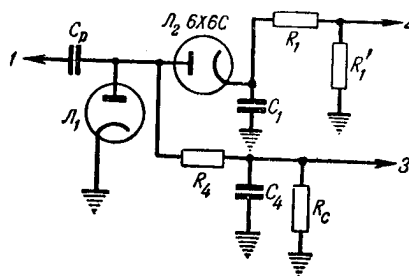


Рис. 12.

7. Схема сравнения

Один из возможных вариантов схем сравнения приведен на рис. 13. Эта схема применялась для того, чтобы проверить независимость показаний от яркости линии. Этот каскад собран по схеме усилителя постоянного тока. Подавая на сетки лампы напряжения с интегрирующей цепи и пик-детектора, получаем в анодных цепях приращение токов; отношение этих приращений пропорционально ширине линии. Анодные токи ламп измеряются миллиамперметром, включаемым поочередно в разрыв анодных цепей переключателем Π_1 . Отношение токов берется по формуле

$$n = \frac{\Delta I_1}{\Delta I_2} = \frac{I_1 - I_{01}}{I_2 - I_{02}},$$

где I_1 и I_2 — анодные токи ламп;

I_{01} и I_{02} — анодные токи ламп в отсутствии входного сигнала.

В этой схеме наряду с небольшими напряжениями сигнала (порядка единиц вольт) в сеточных цепях действует положительное напряжение U_K на катодном сопротивлении лампы \mathcal{L}_1 , которое на порядок больше величины входного сигнала. Чтобы свести к минимуму влияние этого напряжения, на катоды входного каскада задается дополнительно принудительный потенциал включением сопротивлений R_2 и R_3 . Сопротивление R_3 выби-

рается таким образом, чтобы на правом катоде это дополнительное напряжение равнялось U_R , а сопротивление R_2 должно задавать на левый катод дополнительный потенциал

$$U_R \frac{R'_1}{R'_1 + R_1}.$$

Была испытана и другая схема, показанная на рис. 14. Она отличается от предыдущей только способом устранения влияния

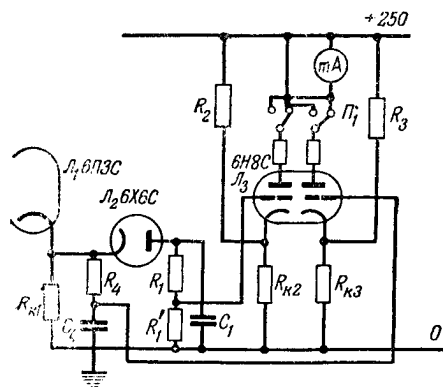


Рис. 13.

напряжения U_R : здесь вместо подачи принудительных потенциалов на катоды применено питание катодного повторителя от отдельного источника таким образом, чтобы по отношению к земле потенциал катода был равен нулю.

Эта схема работает более надежно, но требует отдельный стабилизированный источник питания. Основные недостатки этой схемы: малый коэффициент усиления и небольшая выходная мощность, не позволяющие применить устройства, обеспечивающие автоматическое срабатывание. Применение усилителя постоянного тока с большим коэффициентом усиления не надежно из-за дрейфа. Поэтому в качестве регистрирующего устройства исследовалась также схема с преобразованием постоянного тока в переменный и основным усилением по переменному току. Нагрузкой выходного каскада служит реле; эта схема показана на рис. 15.

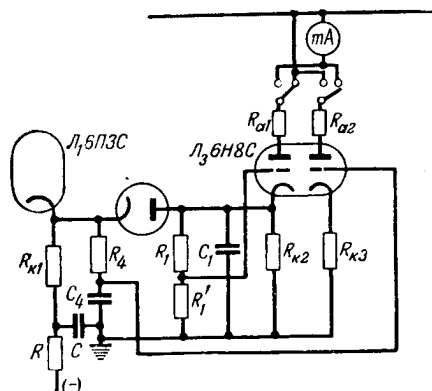


Рис. 14.

Когда нет сигнала на управляющих сетках, на первые сетки смесительных ламп подается переменное напряжение в противофазе и на анодах получается разность этих напряжений. Если их амплитуды равны, то эта разность будет минимальной (в идеальном случае нуль, а в реальном — остаются гармоники за счет искажения формы сигнала).

При подаче управляющего напряжения в зависимости от того, какое из них больше, на аноде появится разность с той или иной фазой относительно входного сигнала. Получившаяся разность усиливается обычным усилителем и подается на сетку фазового детектора (фазовый детектор питается напряжением, находящимся в фазе с сигналом, подаваемым на вход устройства).

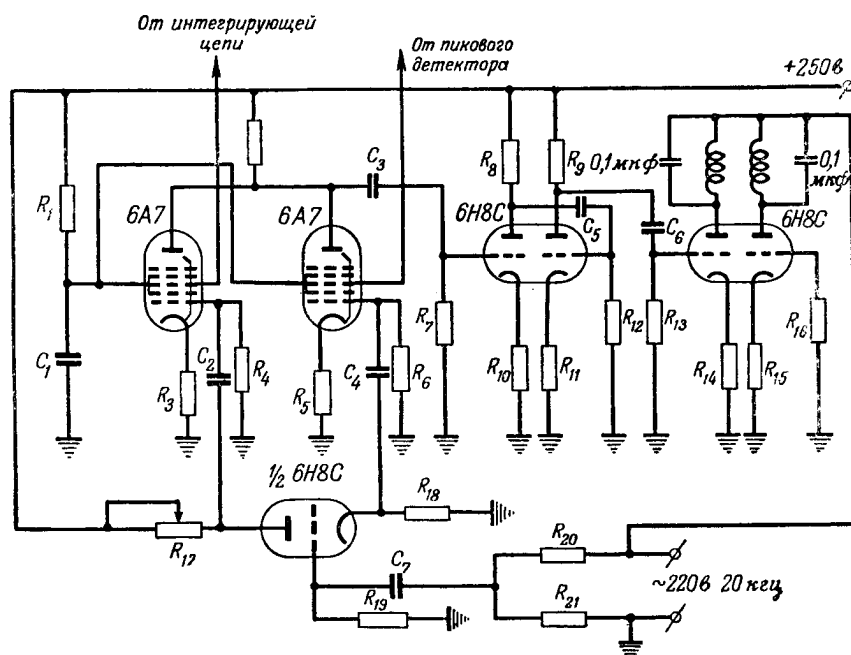


Рис. 15.

$R_1=20 \text{ ком}$; $R_2=68 \text{ ком}$; $R_3=2,4 \text{ ком}$; $R_4=470 \text{ ом}$; $R_5=2,4 \text{ ком}$; $R_6=470 \text{ ом}$; $R_7=680 \text{ ом}$; $R_8=R_9=R_{10}=R_{11}=3 \text{ ком}$; $R_{12}=680 \text{ ком}$; $R_{13}=300 \text{ ом}$; $R_{14}=R_{15}=2 \text{ ком}$; $R_{16}=300 \text{ ом}$; $R_{17}=6,8 \text{ ком}$; $R_{18}=3 \text{ ком}$; $R_{19}=R_{20}=100 \text{ ком}$; $R_{21}=10 \text{ ком}$; $C_1=0,5 \text{ мкф}$; $C_2=C_3=C_4=C_5=C_6=C_7=0,1 \text{ мкф}$.

Если получившаяся разность приходит к фазе с питающим напряжением, то через левый триод фазового детектора идет ток, который заставляет срабатывать реле. Если сигнал равен нулю или в обратной фазе, то ток не идет (или идет небольшой ток), и под действием тока правого триода реле возвращается в первоначальное положение.

Питается фазовый детектор переменным напряжением 200 в, частотой около 15—20 кГц. Применить более низкую частоту теоретически можно, но на низкой частоте трудно получить сигнал, не искаженный наводками от цепей питания, а сигнал с не-синусоидальной формой не компенсируется на анодах смесительных ламп.

Чувствительность схемы зависит от коэффициента усиления усилителя, крутизны преобразования смесительных ламп и яркости линии.

Коэффициент усиления нельзя делать слишком большим, так как это приводит к тому, что наводки на входные цепи попадают на сетку фазового детектора и вызывают вибрацию реле.

Крупным недостатком схемы является то, что она срабатывает не на отношение, а на разность двух напряжений, а следовательно, ее показания зависят от яркости. Поэтому, чтобы эта схема срабатывала достаточно точно, необходимо, чтобы яркость линии менялась в сравнительно небольших пределах, иначе будет возрастать погрешность при измерении.

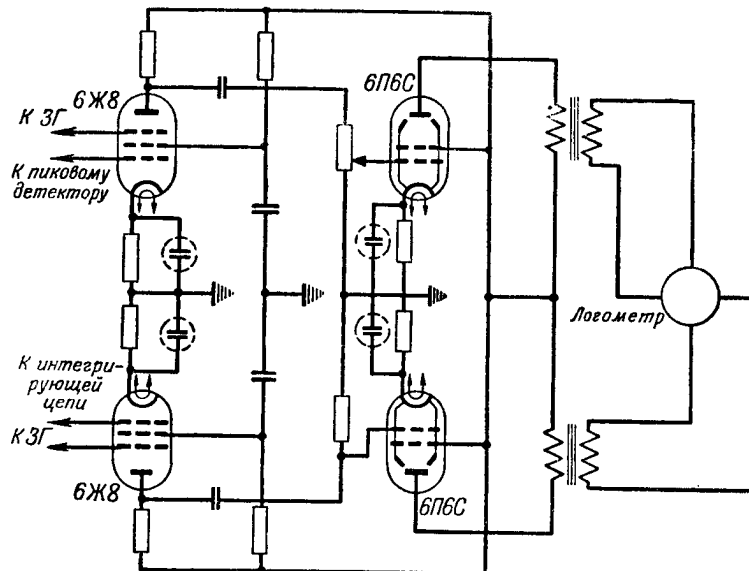


Рис. 16.

Для того чтобы сделать показания независимыми от яркости, необходимо применять схему, реагирующую не на разность, а на отношение напряжений. Существует несколько схем, удовлетворяющих этим требованиям; одна из них показана на рис. 16.

Эта схема представляет собой усилитель с двумя каналами. Оба канала имеют трансформаторные выходы. Входными лампами являются два пентода. Напряжение с интегрирующей цепи и напряжение с пик-детектора подаются на управляющие сетки первых ламп. На антидинактронные сетки подается напряжение от генератора низкой частоты. При изменении напряжения пик-детектора или интегрирующей цепи будет изменяться амплитуда выходного сигнала.

При выполнении условия линейного изменения $U_{вых}$ по отношению к $U_{вх}$ возникающие в одном каскаде сигнал U_1 и во втором U_2 , проходя через симметрично включенные лампы и трансформаторы, вызовут отклонение логометра на величину, пропорциональную a , независимо от яркости B . Сопротивлением

[illegible]

утечки лампы L_3 включен потенциометр R , который служит для подстройки схемы в случае смены ламп.

Полная принципиальная схема установки приведена на рис. 17. Кроме описанных узлов, в нее еще входит RC -генератор и блоки питания.

8. Заключение

Рассмотренная и опробованная методика автоматического объективного контроля ширины линии может быть применена и для других целей (например, в денситометрии и др.).

Достоинством методики является простота схемы и конструкции установки. Как показали эксперименты, при соответствующем выборе режима фотоумножителя и параметров пик-детектора и интегрирующего звена влияние неточности установки вращающихся зеркал и возможная неравномерность вращения зеркал практически не вносят погрешности в измерения.

В условиях эксплуатации замена вышедших из строя ламп не требует дополнительной наладки прибора.

Эта работа является частью решения общей задачи создания автоматизированного стенда по контролю параметров электронно-лучевых трубок.

О ТОНКОЙ ПОГЛОЩАЮЩЕЙ ПЛЕНКЕ В ВОЛНОВОДЕ

Канд. техн. наук, доцент И. В. Лебедев

1. Введение

Внесение поглощающей пленки в волновод предлагалось для создания согласованных нагрузок — «черного тела» для радиоволн. Этому вопросу посвящены ранние работы Саутворта [Л. 1], Введенского [Л. 2], Малова [Л. 3] и других [Л. 4, 5]. Указания на подобные устройства имеются и в более поздней литературе [Л. 6, 7].

В настоящее время разработаны согласованные нагрузки несколько иного типа, обладающие весьма совершенными характеристиками. Тем не менее, вопрос о поведении поглощающей пленки, расположенной перпендикулярно оси волновода, может представлять практический интерес. Так, поглощающей пленкой можно воспользоваться для создания заданных потерь в волноводе или в резонаторе, который можно рассматривать как отрезок соответствующего волновода.

2. Случай слабо поглощающей тонкой пленки

Рассмотрим тонкую поглощающую пленку из металла или полупроводника, расположенную перпендикулярно оси однородного волновода (рис. 1). Для простоты ограничимся первоначально волной типа H_{10} в прямоугольном волноводе. Толщину пленки d положим много меньшей δ — глубины проникновения поля в материал пленки. Как будет показано ниже, именно случай $d \ll \delta$ представляет наибольший практический интерес.

Если мощность потерь в пленке много меньше мощности, передаваемой по волноводу, и если активная часть проводимости пленки много больше реактивной составляющей, то влиянием пленки на распределение поля можно пренебречь. Для электрического поля и мощности, передаваемой в режиме бегущей волны типа H_{10} , можно написать в системе единиц MKS известные соотношения:

$$E = E_m \sin \frac{\pi x}{a}; \quad (1)$$

$$P = \frac{ab}{4} \frac{\alpha}{\omega\mu} E_m^2. \quad (2)$$

Через a и b обозначены соответственно большой и малый размеры сечения волновода; α — фазовая постоянная, равная $\frac{2\pi}{\lambda_g}$.

Мощность потерь в пленке $P_{\text{потерь}}$ при указанных выше допущениях определяется в виде:

$$P_{\text{потерь}} = \int_0^a \frac{1}{2} \sigma b d E_m^2 \sin^2 \frac{\pi x}{a} dx = \frac{abd\sigma}{4} E_m^2, \quad (3)$$

где σ — удельная проводимость материала пленки. Определив E_m через P из уравнения (2) и подставив в уравнение (3), получаем:

$$P_{\text{потерь}} = \sigma d P \frac{\omega\mu}{\alpha} = \sigma d P \frac{\sqrt{\frac{\mu}{\epsilon}}}{\sqrt{1 - \left(\frac{\lambda}{\lambda_{кр}}\right)^2}}. \quad (4)$$

Полученное уравнение можно также записать в виде:

$$P_{\text{потерь}} = \sigma d P z_{\text{ТЕ}}, \quad (5)$$

где $z_{\text{ТЕ}}$ — характеристическое сопротивление волновода при волне рассматриваемого типа.

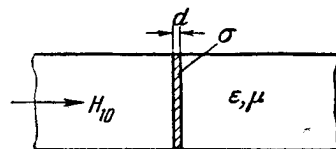


Рис. 1. Тонкая пленка в волноводе.

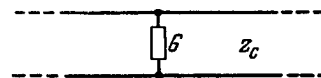


Рис. 2. Шунтирующая активная проводимость в длинной линии, эквивалентная тонкой пленке в волноводе.

Выражение для мощности, поглощаемой в пленке, совершенно аналогично выражению мощности потерь при включении малой сосредоточенной активной проводимости G в обычную длинную линию с волновым сопротивлением z_c (рис. 2) при $G \ll \frac{1}{z_c}$. Действительно, для длинной линии в том же приближении имеем:

$$P = \frac{U_m^2}{2z_c}; \quad P_{\text{потерь}} = \frac{U_m^2 G}{2} = PGz_c = Pg, \quad (6)$$

где g — проводимость в относительных единицах.

Таким образом, в качестве эквивалентной схемы для слабо поглощающей тонкой пленки можно принять схему, показанную

на рис. 2. Величина эквивалентной активной проводимости пленки g в относительных единицах равна:

$$g = \frac{\epsilon d \sqrt{\frac{\mu}{\epsilon}}}{\sqrt{1 - \left(\frac{\lambda}{\lambda_{кр}}\right)^2}}. \quad (7)$$

В связи с тем, что расчет проводился при предположении о малых потерях, уравнение (7) справедливо на первый взгляд только при $g \ll 1$. Как будет показано ниже, в действительности этого ограничения не существует.

3. Общий случай тонкой поглощающей пленки

Выражение для эквивалентной активной проводимости пленки может быть распространено на любой волновод также и при значениях эквивалентной проводимости $g > 1$, если выполняется условие $d \ll \delta$, а также если проводимость пленки имеет преимущественно активный характер.

При значительном поглощении в пленке необходимо учесть волну, отраженную от пленки. Возникновение новых типов волн не может иметь места в силу совпадения поверхности пленки с фронтом волны. Таким образом, достаточно рассмотреть три волны одного и того же типа: прямую, обратную (отраженную) и волну, прошедшую сквозь пленку.

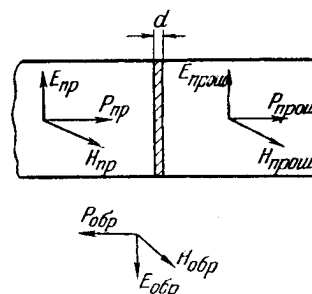


Рис. 3. Распространение трех волн в волноводе при включении пленки.

Напряженности поперечного электрического поля слева (перед пленкой) и справа от пленки (рис. 3) при $d \ll \delta$ определяются по модулю через напряженности прямой и обратной волн:

$$E_{слева} = E_{нр} - E_{обр}; \quad (8)$$

$$E_{справа} \approx E_{слева} = E_{пленки}. \quad (9)$$

Соответственно напряженности поперечного магнитного поля слева и справа от пленки определяются в виде:

$$H_{слева} = H_{нр} + H_{обр}; \quad (10)$$

$$H_{справа} = H_{слева} - i = H_{нр} + H_{обр} - i, \quad (11)$$

где i — плотность тока в рассматриваемой точке пленки.

Для средней мощности прошедшей волны $P_{прош}$ на единицу поверхности сечения волновода можно написать, используя уравнения (9) и (11):

$$\begin{aligned} P_{прош} &= \frac{1}{2} E_{пленки} H_{справа} = \frac{1}{2} (E_{np} - E_{обp}) (H_{np} + H_{обp} - i) = \\ &= \frac{1}{2} E_{np} H_{np} - \frac{1}{2} E_{обp} H_{обp} - \frac{1}{2} i E_{пленки}; \\ P_{прош} &= P_{np} - P_{обp} - P_{потерь}, \end{aligned} \quad (12)$$

где P_{np} и $P_{обp}$ соответственно средние мощности прямой и обратной волн. Мощность потерь на единицу поверхности пленки можно, таким образом, записать в виде:

$$P_{потерь} = \frac{1}{2} i (E_{np} - E_{обp}).$$

Поскольку

$$i = \sigma d (E_{np} - E_{обp}),$$

имеем:

$$P_{потерь} = \frac{1}{2} \sigma d (E_{np} - E_{обp})^2 = \frac{1}{2} E_{np}^2 \sigma d \left(1 - \frac{E_{обp}}{E_{np}}\right)^2. \quad (13)$$

Величину E_{np} в (13) целесообразно выразить через мощность прямой волны и характеристическое сопротивление волновода:

$$\begin{aligned} P_{np} &= \frac{1}{2} E_{np} H_{np} = \frac{1}{2} \frac{E_{np}^2}{z}; \quad z = \frac{E_{np}}{H_{np}}; \\ P_{потерь} &= P_{np} z \sigma d \left(1 - \frac{E_{обp}}{E_{np}}\right)^2. \end{aligned} \quad (14)$$

Последнее уравнение аналогично выражению для мощности, поглощаемой в сосредоточенной активной проводимости (рис. 2), с учетом отраженной волны. Для этого случая имеем:

$$P_{потерь} = P_{np} z_c G (1 - |\Gamma|)^2, \quad (15)$$

где $|\Gamma|$ — модуль коэффициента отражения. Нетрудно показать, что величина $\frac{E_{обp}}{E_{np}}$, входящая в уравнение (14), имеет смысл модуля коэффициента отражения $|\Gamma|$ и определяется из соотношения

$$|\Gamma| = \frac{E_{обp}}{E_{np}} = \frac{\sigma d z}{2 + \sigma d z}.$$

Уравнение мощности потерь в пленке имеет окончательный вид:

$$P_{потерь} = P_{np} z \sigma d \left[1 - \frac{\sigma d z}{2 + \sigma d z}\right]^2. \quad (16)$$

Полное сходство уравнений (14) и (16), полученных для пленки в волноводе, с уравнением (15), справедливым для длинной линии с шунтирующей активной проводимостью, позволяет найти величину эквивалентной активной проводимости пленки в волноводе:

$$g = \sigma dz. \quad (17)$$

В случае волн типа ТЕ уравнение (17) приобретает вид уравнения (7), полученного выше только для волны типа H_{10} при условии $g \ll 1$. Это условие, таким образом, отпадает.

Для волн типа ТМ имеем соответственно:

$$g = \sigma d \sqrt{\frac{\mu}{\epsilon}} \sqrt{1 - \left(\frac{\lambda}{\lambda_{кр}}\right)^2}. \quad (18)$$

Таким образом, уравнения (7) и (18) позволяют вычислить эквивалентную активную проводимость тонкой пленки в любом волноводе, если известны критическая длина волны $\lambda_{кр}$, толщина пленки d и удельная проводимость материала пленки σ .

Представляет интерес проверить, в какой степени может быть удовлетворено условие малости толщины пленки $d \ll \delta$. Нетрудно показать, что в диапазоне сверхвысоких частот для всех металлов ($\sigma \sim 10^7$ 1/ом·м) при волнах типа ТЕ условие $d \ll \delta$ выполняется при любых отношениях $\frac{\lambda}{\lambda_{кр}}$ вплоть до значений g порядка 1000, т. е. практически во всех случаях. При волнах типа ТМ соответствующие предельные значения g несколько меньше, особенно при $\frac{\lambda}{\lambda_{кр}} \rightarrow 1$. Для полупроводящей пленки (например, при $\sigma \sim 10^2$ 1/ом·м) в случае волн типа ТЕ соотношение $d \ll \delta$ справедливо вплоть до значений g порядка 3.

4. Согласованная пленка в волноводе

Случай согласованной пленки, привлекавший ранее основное внимание, может быть легко рассмотрен, если положить в (17) $g = 1$. Тогда для всех типов волн условие согласования пленки имеет вид:

$$(\sigma dz)_{\text{согласов}} = 1,$$

или

$$d_{\text{согласов}} = \frac{1}{\sigma z}. \quad (19)$$

В частности, для волн типа ТЕ толщина согласованной пленки определяется уравнением

$$d_{\text{согласовТЕ}} = \frac{\sqrt{\frac{\mu}{\epsilon}}}{\sigma \sqrt{1 - \left(\frac{\lambda}{\lambda_{кр}}\right)^2}}. \quad (20)$$

Такой же результат может быть легко получен из непосредственного рассмотрения падающей и поглощаемой мощностей на единицу поверхности пленки.

Участок волновода, находящийся за пленкой, не должен поглощать высокочастотной энергии. Этому можно удовлетворить при коротком замыкании участка волновода за пленкой, а также согласно уравнению (12) при равенстве нулю напряженности поперечного магнитного поля на задней поверхности пленки, поскольку $P_{\text{прош}} = \frac{1}{2} E_{\text{пленки}} H_{\text{справа}}$ при $E_{\text{пленки}} \neq 0$. Следовательно, пленка должна быть расположена в узле стоячей волны магнитного поля, т. е. на расстоянии $\frac{\lambda_g}{4}$ от короткозамыкающего поршня. Этот вывод следует и из концепции входного сопротивления участка волновода, расположенного за пленкой.

Согласованная волноводная нагрузка, образованная поглощающей пленкой и короткозамыкающим поршнем, обладает недостаточной диапазонностью и большого практического интереса в настоящее время не представляет. Рассмотрение согласованной пленки имеет скорее принципиальное значение, так как позволяет уяснить конкретный физический смысл характеристического сопротивления волновода $z = \left(\frac{E}{H} \right)_{\text{поперечн}}$, которое вводится обычно только на основании аналогии между уравнениями поля и длинных линий.

Полученные соотношения показывают, что характеристическое сопротивление численно равно сопротивлению единицы поверхности (измеренному на постоянном токе) тонкой пленки, обеспечивающей согласование волновода. Величина характеристического сопротивления волновода произвольного сечения (и любой линии) принципиально поддается непосредственному измерению — обстоятельство, на которое, насколько известно автору, не обращалось должного внимания.

5. Практическое осуществление пленки

Реализация тонкой пленки, обеспечивающей требуемую величину эквивалентной активной проводимости g , наталкивается на некоторые препятствия.

В случае металлической пленки толщина ее оказывается весьма малой ($d \ll \delta$). Так, пленка из платины в случае волн типа ТЕ при $\frac{\lambda}{\lambda_{кр}} \approx 0,7$ обеспечивает $g = 1$ при толщине по-

рядка 2Å . Для получения меньших значений g необходимо пропорционально уменьшать толщину пленки. При столь малой толщине пленки нельзя пользоваться для расчетов значениями удельной проводимости, известными для сплошной массы того же материала [Л. 8]. Воспроизводимость параметров такой

пленки, получаемой, например, путем напыления металла на тонкую диэлектрическую пластинку, оказывается в ряде случаев недостаточной.

Некоторое улучшение может быть достигнуто применением пленки из полупроводника либо путем использования более толстой пленки, лишь частично закрывающей сечение волновода. Пример устройства пленки с „просветом“ для прямоугольного волновода показан на рис. 4.

Расчет конфигурации пленки, имеющей „просвет“, можно приближенно провести для случая малых потерь. Рассматривая волну типа H_{10} в прямоугольном волноводе, можно воспользо-

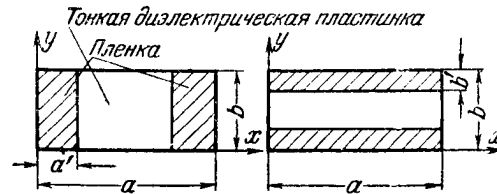


Рис. 4. Поглощающая пленка с „просветом“ в волноводе прямоугольного сечения.

ваться соотношениями (1) и (2). Для случая, когда пленка имеет „просвет“ в середине широкой стороны волновода (рис. 4), имеем:

$$P_{\text{потери}} = 2 \int_0^{a'} \frac{1}{2} E_m^2 b \sigma d \sin^2 \frac{\pi x}{a} dx = \frac{1}{2} E_m^2 a' b d \sigma \left(1 - \frac{\sin \frac{2\pi a'}{a}}{\frac{2\pi a'}{a}} \right),$$

или

$$P_{\text{потери}} = P \frac{2\sigma a' d \sqrt{\frac{\mu}{\varepsilon}}}{a \sqrt{1 - \left(\frac{\lambda}{\lambda_{кр}}\right)^2}} \left(1 - \frac{\sin \frac{2\pi a'}{a}}{\frac{2\pi a'}{a}} \right). \quad (21)$$

Отсюда эквивалентная активная проводимость рассматриваемой пленки (в относительных единицах) оказывается равной

$$g = \frac{2\sigma a' d \sqrt{\frac{\mu}{\varepsilon}}}{a \sqrt{1 - \left(\frac{\lambda}{\lambda_{кр}}\right)^2}} \left(1 - \frac{\sin \frac{2\pi a'}{a}}{\frac{2\pi a'}{a}} \right). \quad (22)$$

В случае, когда „просвет“ в пленке расположен в середине узкой стороны волновода, эквивалентная активная проводимость пленки равна:

$$g = 2 \frac{b'}{b} \sigma d \frac{\sqrt{\frac{\mu}{\varepsilon}}}{\sqrt{1 - \left(\frac{\lambda}{\lambda_{кр}}\right)^2}}. \quad (23)$$

Уравнения (22) и (23) в отличие от уравнения (7) являются приближенными и могут быть использованы только при $g \ll 1$. В самом деле, при наличии „просвета“ в пленке нельзя пренебречь ее реактивной проводимостью ввиду возникновения высших типов волн. В пределе при увеличении активной проводимости пленка превращается в индуктивную или емкостную диафрагму.

ЛИТЕРАТУРА

1. G. C. Southworth, Hyper-frequency wave guides—general considerations and experimental results, Bell Syst. Techn. Journ., т. 15, 1936, № 2, стр. 284—309.
 2. Б. А. Введенский и В. И. Балашова, Расчет „неотражающей пленки“ в волноводе, Известия АН СССР, отд. технич. наук, 1945, № 7—8, стр. 696—700.
 3. Н. Н. Малов, „Черное тело“ для радиоволн, ЖЭТФ, т. 16, 1946, № 6, стр. 495—498.
 4. D. H. Smith, The non-reflecting termination of a transmission line, Proc. Phys. Soc., часть 2, т. 57, 1945, № 320, стр. 90—96.
 5. T. Kahan, Conditions de termination d'un guide d'onde électrique, Comptes Rendus, т. 222, 1946, № 10, стр. 535—537.
 6. S. Ramo and J. R. Whinnery, Fields and waves in modern radio, 1953.
 7. H. G. Möller, Die physikalischen Grundlagen der Hochfrequenztechnik, 1955.
 8. И. Д. Конозенко, Физика тонких металлических и полупроводниковых слоев, УФН, т. 52, 1954, № 4, стр. 561—602.
-

ПРИМЕНЕНИЕ ВСПОМОГАТЕЛЬНОГО ИМПУЛЬСНОГО РАЗРЯДА ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ КАЧЕСТВА ЗАЩИТЫ В СВЕРХВЫСОКОЧАСТОТНЫХ РАЗРЯДНИКАХ

Канд. техн. наук, доцент И. В. Лебедев

К современным газоразрядным сверхвысокочастотным приборам, применяющимся в антенных переключателях, предъявляются жесткие требования в отношении «пика» и просачиваемой мощности. Как правило, в защитных разрядниках применяется вспомогательный тлеющий разряд на постоянном токе («поджиг»), обеспечивающий необходимую начальную ионизацию высокочастотного разрядного промежутка. Известно также применение импульсного вспомогательного разряда [Л. 1], позволяющего создавать повышенную начальную ионизацию непосредственно перед началом импульса передатчика.

Импульсный вспомогательный разряд (применяющийся на практике весьма редко) создается между обычным вспомогательным электродом и корпусом разрядника. Не имея принципиальных отличий от непрерывного режима вспомогательного разряда, импульсный режим позволяет заметно уменьшить «пик», просачивающийся в приемник, что повышает надежность работы полупроводникового смесителя.

Представляется возможным видоизменить применение импульсного вспомогательного разряда, используя его не для ионизации разрядного высокочастотного промежутка, а для непосредственного повышения качества защиты. Отличием в этом случае является то, что импульсный разряд создается не вблизи основного высокочастотного промежутка, а на дополнительном промежутке, расположенном на расстоянии $\frac{l}{4}$ от основного промежутка.

Рассмотрим действие на высоком уровне мощности устройства, эквивалентная схема которого показана на рис. 1. В точках *вг* включен разрядный промежуток *P*, «пробивное» напряжение которого равно U_0 . Полная проводимость Y вспомогательного разряда, включенная в точках *аб*, создается независимо от высокочастотного генератора перед началом его работы. Через

Y_{np} на рис. 1 обозначена полная проводимость приемника, защищаемого разрядным промежутком P .

Ограничимся сначала для простоты случаем согласованного приемника, т. е.

$$Y_{np} = 1 + j0 \text{ (отн. ед.)}$$

и вычислим пиковую мощность, поступающую в приемник в момент, непосредственно предшествующий зажиганию высокочастотного разряда в разрядном промежутке P .

Полная входная проводимость в точках ab равна $1 + Y = 1 + G + jB$, где G и jB — соответственно активная и реактивная проводимости вспомогательного разрядного промежутка в плоскости ab при горении вспомогательного импульсного разряда.

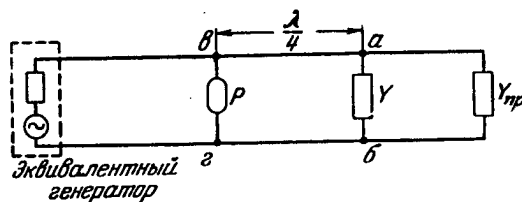


Рис. 1. Эквивалентная схема сверхвысокочастотной цепи с разрядником защиты приемника P и с вспомогательным разрядным промежутком, имеющим полную проводимость Y .

Напряжение в линии в плоскости ab равно:

$$\dot{U}_{ab} = \dot{U}_{np} (1 + \Gamma_{ab}) = \dot{U}_{np} \frac{2}{2 + G + jB}. \quad (1)$$

Через \dot{U}_{np} здесь обозначено напряжение „прямой“ волны; Γ_{ab} — комплексный коэффициент отражения в плоскости ab .

Соответственно напряжение в плоскости $вз$ (рис. 1) может быть записано в виде:

$$\dot{U}_{вз} = \dot{U}_{np} (1 + \Gamma_{вз}) = \dot{U}_{np} \cdot 2 \frac{1 + G + jB}{2 + G + jB}. \quad (2)$$

Полагая в момент высокочастотного пробоя $|\dot{U}_{вз}| = U_0$, получаем:

$$U_0 = |\dot{U}_{np}| \cdot 2 \sqrt{\frac{(1 + G)^2 + B^2}{(2 + G)^2 + B^2}}, \quad (3)$$

откуда

$$|\dot{U}_{np}| = \frac{1}{2} U_0 \sqrt{\frac{(2 + G)^2 + B^2}{(1 + G)^2 + B^2}}. \quad (4)$$

Полученная величина $|\dot{U}_{np}|$, соответствующая зажиганию высокочастотного разряда в основном промежутке P , может быть использована в уравнении (1) для получения напряжения

$|\dot{U}_{ac}|$ на зажимах приемника в пике при зажигании разрядника P . Обозначая это напряжение через $|\dot{U}_{ac}|_0$ имеем:

$$|\dot{U}_{ac}|_0 = \frac{U_0}{\sqrt{(1+G)^2 + B^2}}. \quad (5)$$

Пиковая мощность, проходящая в приемник, равна:

$$P_0 = \frac{U_0^2}{(1+G)^2 + B^2}. \quad (6)$$

В отсутствии вспомогательного разряда (при $G=B=0$) „пик“ определяется тривиальным соотношением

$$(P_0)_{G=B=0} = U_0^2.$$

Таким образом, повышение качества защиты приемника за счет уменьшения „пика“ оказывается равным

$$k = \frac{(P_0)_{G=B=0}}{P_0} = (1+G)^2 + B^2. \quad (7)$$

Уравнение (7) описывает семейство окружностей на комплексной плоскости $Y = G + jB$. Центры этих окружностей лежат на действительной оси в точке $G = -1$; радиус окружностей равен \sqrt{k} .

Семейство окружностей $k = \text{const}$ на диаграмме полных проводимостей в прямоугольной системе координат приведено на рис. 2. Зная величину полной проводимости Y вспомогательного промежутка при создании импульсного вспомогательного разряда, легко графически найти „коэффициент дополнительной защиты“ k .

Зависимость, определяемая уравнением (7), может быть изображена также и на плоскости полярной диаграммы проводимостей Вольперта-Смита. Нетрудно показать, пользуясь методом конформных преобразований, что линии $k = \text{const}$ на диаграмме Вольперта-Смита являются окружностями с центром на действительной оси в точке -1 и с радиусами, равными $\frac{2}{\sqrt{k}}$. Соответствующее построение приведено на рис. 3.

Расчет может быть распространен на общий случай рассогласованного приемника. Полагая полную проводимость приемника равной $Y_{np} = G_{np} + jB_{np}$, нетрудно получить:

$$k = (G + G_{np})^2 + (B + B_{np})^2. \quad (8)$$

Уравнение (8), определяющее подобно уравнению (7) дополнительную защиту приемника, снова дает семейство окружностей на плоскости $Y = G + jB$. Радиус окружностей, как и в предыдущем случае, равен \sqrt{k} при координатах центра, равных $G = -G_{np}$ и $B = -B_{np}$.

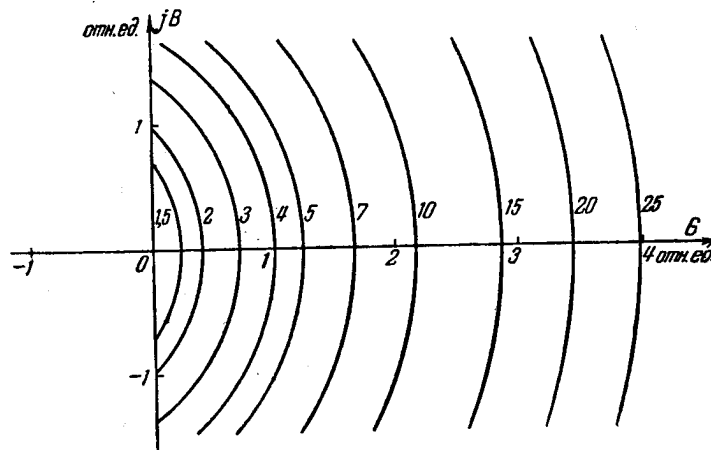


Рис. 2. Диаграмма зависимости дополнительной защиты приемника от полной проводимости вспомогательного разряда.

Цифры, обозначенные на окружностях, указывают величину коэффициента k [см. уравнение (7)]. Расчет для случая согласованного приемника.

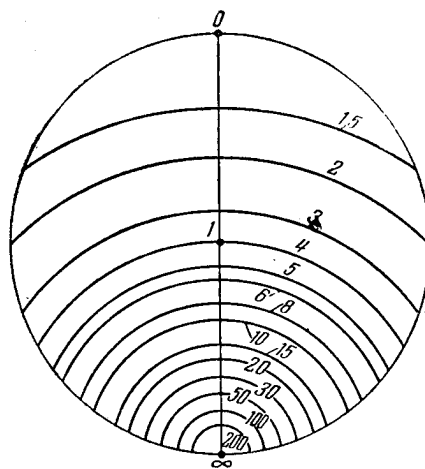


Рис. 3. Окружности $k=\text{const}$ на полярной диаграмме полных проводимостей (случай согласованного приемника).

Таким образом, в случае рассогласованного приемника центр окружностей $k = \text{const}$, построенных для случая согласованного приемника (см. рис. 2), смещается без деформации самих окружностей. Это обстоятельство можно использовать, начертив сетку окружностей $k = \text{const}$ на кальке и располагая центр окружностей в точке, соответствующей заданной величине $Y_{пр}$.

Обычно полная проводимость рассогласованного приемника задается величиной коэффициента стоячей волны ρ . В этом случае мож-

но воспользоваться следующим приемом для графического определения дополнительной защиты приемника за счет действия импульсного вспомогательного разряда. В левой полуплоскости диаграммы полных проводимостей строится окружность, являющаяся зеркальным отображением окружности $\rho = \text{const}$. Далее центр окружностей $k = \text{const}$, построенных на кальке, совмещается поочередно с точками пересечения «зеркальной» окружности с действительной осью. Зная величину пол-

ной проводимости вспомогательного разрядного промежутка, можно немедленно определить максимальный и минимальный выигрыши в величине «пики». Наоборот, задавшись требуемой величиной k , можно найти необходимую для этой цели полную проводимость вспомогательного разряда.

Пользуясь описанным методом, легко показать, что даже при сравнительно небольшой проводимости вспомогательного разрядного промежутка может быть получено существенное уменьшение «пики», просачивающегося в приемник. Известно, что создание большой проводимости на сверхвысоких частотах с помощью разряда на постоянном токе не представляет сколько-нибудь серьезных затруднений [Л. 1, 2].

С физической точки зрения явление повышения качества защиты может быть объяснено увеличением напряжения на основном высокочастотном промежутке за счет отражения волны от вспомогательного промежутка, а также непосредственным ослаблением «пики» за счет активных потерь в плазме вспомогательного разряда.

Вопрос о конструктивном выполнении разрядников с дополнительным вспомогательным разрядным промежутком является открытым. Представляется возможным, например, в случае широкополосного волноводного разрядника применить систему не с двумя, а с тремя резонансными зазорами. Третий зазор, ближайший к выходному окну, должен быть в этом случае снабжен электродом, с помощью которого создается достаточно интенсивный импульсный вспомогательный разряд. Средний зазор, играющий роль основного высокочастотного промежутка P (рис. 1), также может иметь вспомогательный электрод, работающий, однако, лишь в режиме слабого непрерывного разряда. Очевидно, что конструкции указанных двух вспомогательных электродов должны быть различными в соответствии с предъявляемыми к ним требованиями.

В случае, если импульсный вспомогательный разряд почему-либо перестанет функционировать, разрядник будет продолжать работать при качестве защиты, соответствующем защите ныне существующих разрядников.

Широкое применение описанного принципа представляется маловероятным. Тем не менее, при необходимости он может быть использован для создания антенных переключателей с весьма высоким качеством защиты приемника.

ЛИТЕРАТУРА

1. «Антенные переключатели» (перевод с англ. под ред. Р. И. Перец), «Советское радио», 1950.
2. И. В. Лебедев, Сверхвысокочастотные газоразрядные приборы. Сборник статей «Современные проблемы электровакуумной техники» под ред. Г. А. Тягунова, Госэнергоиздат, 1956.

ОСЦИЛЛОСКОПИЧЕСКИЙ ИНДИКАТОР К ВОЛНОМЕРУ

Студент V курса Н. Н. Иванчиков-Маринский

1. Введение

Измерение длины волны в сантиметровом диапазоне волн производится с помощью резонансных волномеров с перестраиваемыми полыми резонаторами. Для индикации резонанса используются различные системы в зависимости от режима генерации (импульсный или непрерывный) и мощности генерируемого сигнала.

В режиме непрерывной генерации индикация резонанса может производиться по стрелочному прибору (гальванометру). Выпрямленное напряжение, снимаемое с полупроводникового детектора волномера, подается либо непосредственно на прибор

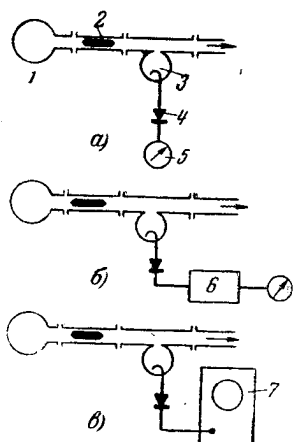


Рис. 1. Способы индикации при измерении длины волны в непрерывном режиме (а, б) и в импульсном режиме (в) в случае проходной схемы включения волномера.

1 — генератор; 2 — развязка; 3 — волномер; 4 — детектор; 5 — измерительный прибор; 6 — усилитель; 7 — осциллограф.

(рис. 1,а), либо через усилитель постоянного тока (рис. 1,б). Этот метод достаточно прост и обеспечивает высокую точность измерений. Однако при малых сигналах определение резонанса с помощью стрелочного прибора затрудняется. Применение дополнительного усилителя постоянного тока обычно не дает хороших результатов, так как в случае малых сигналов величина сигнала делается соизмеримой с собственными шумами и дрейфом усилителя. Таким образом, индикация по прибору дает хорошие результаты только в случае достаточно сильных сигналов. Так, для выпускаемых в настоящее время волномеров сантиметрового диапазона типов 35-ИМ и ВСТ-10 наименьшая мощность на входе, потребная для измерений, составляет соответственно 100 и 300 мквт.

В режиме импульсной генерации или амплитудной модуляции источника колебаний индикация резонанса часто производится по осциллографу

(рис. 1,б). Напряжение с детектора волномера, имеющее форму огибающей высокочастотного сигнала, подается на осциллограф через усилитель. При таком методе можно работать как с большими, так и с весьма малыми сигналами. Применение осциллографа дает возможность контролировать режим генерации (форму импульса, наличие многоволновости, правильность установки напряжений на клистроне в случае клистронного генератора и др.). Несмотря на очевидные преимущества, применение усилителя и осциллографа сильно усложняет аппаратуру измерений и непригодно для измерений в непрерывном режиме.

В некоторых случаях для индикации резонанса в импульсном режиме генерации применяется специальный интегрирующий усилитель с выходом на стрелочный прибор.

Таким образом, вопрос измерения длины волны в непрерывном режиме генерации при работе с малыми сигналами остается в значительной степени нерешенным. В случаях, когда такие измерения оказываются необходимыми, идут по пути либо использования высокочувствительных гальванометров, либо применения специальных усилителей постоянного тока.

2. Принцип осциллоскопического индикатора

В основу прибора положено использование усилителя переменного тока, на вход которого подается напряжение либо непосредственно с детектора волномера (импульсный режим и режим амплитудной модуляции), либо переменное напряжение, получаемое с помощью вибропреобразователя из постоянного тока детектора волномера (непрерывный режим).

Кроме усилителя и вибропреобразователя, в осциллоскопический индикатор входят электронно-лучевая трубка и блоки питания, показанные на блок-схеме рис. 2.

В отличие от осциллографа блок электронно-лучевой трубки не имеет развертки. Если отвлечься от задачи наблюдения формы сигнала в импульсном режиме, применение развертки не является необходимым. Отсутствие же развертки значительно упрощает общую схему прибора и снижает требования к усилителю, полоса пропускания которого должна находиться в пределах от 50 гц до 1 Мгц. Нижний предел полосы пропускания диктуется работой вибропреобразователя и частотой следования импульсов в импульсном режиме генерации, верхний предел — длительностью импульсов.

Отказ от развертки дает возможность сделать прибор малогабаритным. Таким образом, исключение развертки является полностью оправданным.

При измерении длины волны в непрерывном режиме с мало-мощным источником колебаний ток на входе усилителя может быть весьма мал (порядка 1 мка и менее). Входное же сопротивление усилителя должно быть невелико (порядка 1 ком)

с учетом условий работы кристаллического детектора. Поэтому для получения значительного отклонения луча на экране электронно-лучевой трубки усилитель должен обладать большим коэффициентом усиления.

С выхода усилителя напряжение подается на вертикальные отклоняющие пластины электронно-лучевой трубки. Резонанс в резонаторе волномера определяется по максимальному отклонению луча (проходной волномер) или по минимальному отклонению (абсорбционный волномер, например, волномер типа 35-ИМ).

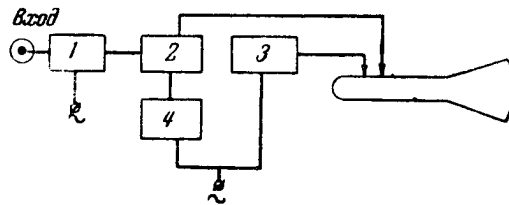


Рис. 2. Блок-схема осциллопического индикатора.

1—вибропреобразователь;
2—усилитель;
3—блок питания электронно-лучевой трубки;
4—выпрямитель.

Таким образом, осциллопический индикатор заменяет сложный и дорогостоящий осциллограф, например осциллографы типов 25И или ЭО-4.

3. Принципиальная схема и конструкция осциллопического индикатора

Принципиальная схема прибора, изготовленного в лаборатории электронных приборов МЭИ в ходе учебно-исследовательской работы, показана на рис. 3. Необходимо отметить простоту прибора, содержащего лишь несложный усилитель и электронно-лучевую трубку с упрощенным блоком питания. Параметры схемы усилителя также приведены на рис. 3. В целях обеспечения большого коэффициента усиления и широкой полосы пропускания применены высокочастотные пентоды с большой крутизной характеристики (6Ж4 и 6П9). Для ликвидации наводок вход усилителя сделан коаксиальным. В цепи управляющей сетки лампы 6Ж4 имеется потенциометр регулировки усиления. Максимальное напряжение на выходе усилителя составляет 100—150 в при токе на входе порядка 1 мка.

В осциллопическом индикаторе применена трубка типа 8ЛО29 с диаметром экрана 70 мм. Максимальное входное напряжение обеспечивает отклонение луча по вертикали на 60—65 мм. Однако применение трубки такого диаметра не является необходимым. При использовании трубки с меньшим диаметром могут быть значительно уменьшены габариты прибора и еще более упрощено питание трубки. Так, в данной конструкции для

Рис. 3. Принципиальная схема осциллопического индикатора к волномеру.

питания трубки собран выпрямитель на высоковольтном кенотроне 1Ц1С. Выпрямленное напряжение равно 1 100 в. Если взять трубку типа 5ЛЮ38 (диаметр экрана 45 мм), то для ее питания может быть использовано напряжение порядка 400—500 в. Для питания этой трубки можно рекомендовать даже бестрансформаторную схему удвоения на селеновых выпрямителях (при напряжении сети 220 в).

В блоке трубки описываемой конструкции индикатора имеются потенциометры регулировки яркости и фокусировки, а также установки луча по вертикали и горизонтали. Однако наличие двух последних не необходимо. Габариты прибора могут быть значительно уменьшены.

Осциллоскопический индикатор был испытан в сочетании с описываемым ниже вибропреобразователем на установке низкого уровня мощности с клистроном, работающим в непрерывном режиме. При весьма малом высокочастотном сигнале (мощность менее 1 мквт) был получен уверенный отсчет резонанса волномера проходного типа.

Прибор был испытан также при измерении длины волны в импульсном режиме генерации (без вибропреобразователя) на установках высокого уровня мощности с магнетроном и на установке низкого уровня мощности с клистроном. Испытания показали удобство применения описанного прибора.

4. Конструкция вибропреобразователя

Принципиальная схема вибропреобразователя приведена на рис. 4.

В качестве прерывателя используется телеграфное реле по типу ТРМ, питаемое переменным напряжением 6 в, получаемым

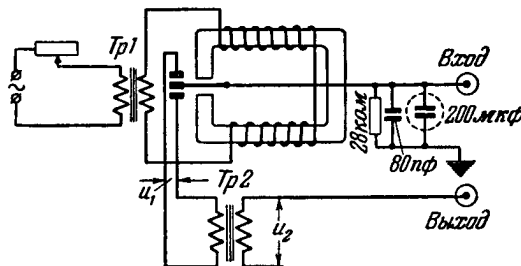


Рис. 4. Принципиальная схема вибропреобразователя.

от понижающего трансформатора (Tr1 на рис. 4). В первичной цепи этого трансформатора имеется переменное сопротивление, с помощью которого регулируется режим работы реле.

Постоянный ток, получаемый от детектора волномера, подается на подвижный контакт реле — вход вибропреобразователя. Подвижный контакт зашунтирован емкостью и сопротивлением, назначение которых — обеспечить безопасную работу

детектора волномера (при работе реле вибропреобразователя возможно выгорание полупроводникового детектора). Два неподвижных контакта реле подключены к выходному трансформатору, средняя точка которого заземлена. Опыт показал, что амплитуда выходного напряжения получается наибольшей при коэффициенте трансформации трансформатора, приблизительно равном трем. Необходимо отметить, что дифференцирование прямоугольного сигнала трансформатором (рис. 5) используется для повышения амплитуды выходного напряжения.

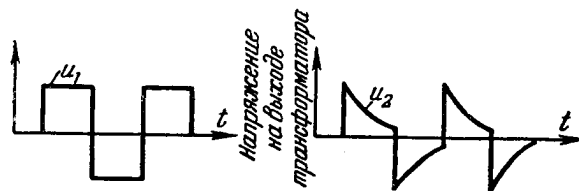


Рис. 5. Работа вибропреобразователя с дифференцирующим трансформатором.

Вибропреобразователь смонтирован отдельно от осциллоскопа. Конструкция его проста и не требует какой-либо сложной наладки. При монтаже было обращено внимание на экранировку для уменьшения наводок. Для той же цели вход и выход вибропреобразователя имеют коаксиальное устройство.

5. Заключение

Осциллокопический индикатор отличается простотой схемы и конструкции и удобен в обращении. Для обнаружения резонанса при измерении длины волны осциллокопический индикатор вполне может заменить электронный осциллограф. Применение индикатора с вибропреобразователем позволяет производить отсчет длины волны при работе с малыми сигналами в непрерывном режиме генерации.

Описанный индикатор может быть рекомендован для применения в лабораторных условиях с любым резонансным волномером сверхвысоких частот.

ЛИТЕРАТУРА

1. «Техника измерения на сантиметровых волнах» под ред. Г. А. Ремеза, «Советское радио», 1951.
2. Описание волномеров ВСТ-10 и 35-ИМ.

ПОВЫШЕНИЕ ПРЕДЕЛЬНОЙ ЧАСТОТЫ И НАДЕЖНОСТИ ИОННОГО ПРЕОБРАЗОВАТЕЛЯ ЧАСТОТЫ С ПОМОЩЬЮ НАСЫЩАЮЩИХСЯ ДРОССЕЛЕЙ

*Канд. техн. наук, доцент Г. И. Шевченко,
инж. С. Г. Обухов*

Введение

Ионные преобразователи частоты могут применяться для целей индукционного нагрева на частотах порядка 1—3 кгц и для целей электропривода на частотах порядка 100—500 гц. В первом случае важно получить от преобразователя возможно большую частоту при не слишком жестких требованиях к форме кривой выходного напряжения. Во втором случае важно получить форму кривой, возможно меньше отличающуюся от синусоиды.

Как повышение предельной частоты, так и получение синусоидальной формы кривой ограничиваются временем восстановления управляющих свойств сетки в ионном приборе.

Рассмотрим некоторые особенности работы вентиля в преобразователе частоты, инверторное звено которого выполнено по схеме параллельного инвертора. Схема инвертора представлена на рис. 1, осциллограмма напряжения на приборе показана на рис. 2. В течение некоторого времени после гашения прибора потенциал анода остается отрицательным, затем он переходит через нуль и становится положительным. Для нормальной работы инвертора необходимо, чтобы за время ϕ , пока напряжение на приборе меньше потенциала зажигания, управляющее действие сетки полностью восстановилось, т. е. $\phi > \phi_0$, где ϕ_0 — время восстановления управляемости. Время восстановления управляемости является величиной, характерной для каждого типа вентиля, и оно до некоторой степени зависит от параметров сеточной цепи. Назовем ϕ временем, предоставляемым схемой на восстановление управляющих свойств сетки. На величину ϕ влияет отношение частоты собственных колебаний контура, содержащего нагрузку, трансформатор и коммутирующий конденсатор, к частоте управления. Если это соотношение меняется в пределах 0,3—0,6, то работа инвертора протекает нормально [Л. 3].

Когда частота собственных колебаний близка к частоте управления при малых нагрузках, форма напряжения на выходе близка к синусоидальной (рис. 3,б), но время, предоставляемое схемой на восстановление управляемости, мало, и устойчивая работа инвертора невозможна.

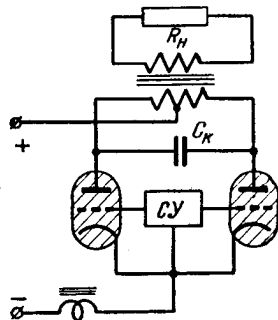


Рис. 1. Схема автономного инвертора с конденсаторной коммутацией (параллельного инвертора).

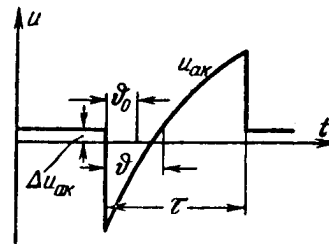


Рис. 2. Изменение напряжения между анодом и катодом вентил в параллельном инверторе.

В области нагрузок, близких к короткому замыканию, разряд конденсатора носит аperiodический характер, форма кривой выходного напряжения близка к прямоугольной, и время, предоставляемое схемой на восстановление управляемости, недопу-

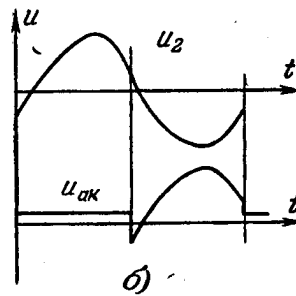
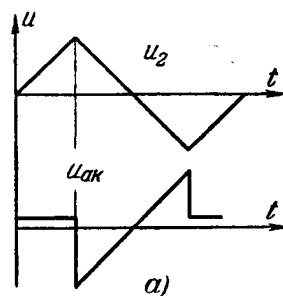


Рис. 3. Выходное напряжение u_2 и напряжение между анодом и катодом вентил $u_{ак}$ в двухфазном параллельном инверторе.

а — в случае, когда напряжение на выходе отличается от синусоиды; б — в случае, когда напряжение на выходе близко к синусоидальному.

стимо мало. Наибольшее время, предоставляемое на восстановление управляющих свойств сетки, может быть получено при пилообразной форме выходного напряжения (рис. 3,а). В этом случае $\vartheta = \frac{T}{4}$ и, следовательно, предельную частоту инвер-

тора можно определить как $f_{пред} = \frac{1}{4\vartheta_0}$.

В трехфазном инверторе соотношение между периодом T и ϑ_{\max} будет несколько иным (рис. 4): $\vartheta_{\max} = \frac{T}{6}$, а значит,

$$f_{\text{пред}} = \frac{1}{6\vartheta_0}.$$

Для того чтобы повысить предельную частоту работы преобразователя, необходимо увеличить время, предоставляемое на восстановление управляемости при форме кривой выходного напряжения, близкой к рис. 3,а.

Для увеличения надежности работы инвертора при синусоидальной форме кривой выходного напряжения также необходимо увеличение времени, предоставляемого схемой на восстановление управляемости, с тем чтобы иметь некоторый запас устойчивости на случай толчкообразного изменения нагрузки.

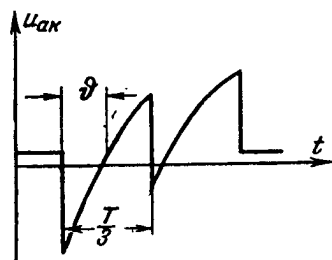


Рис. 4. Напряжение между анодом и катодом вентиля в трехфазном инверторе.

Кроме указанных трудностей, при создании ионных преобразователей частоты приходится считаться с тем, что ионные приборы имеют ограниченную область применения, так как они громоздки, нестойки к вибрациям и сравнительно недолговечны. Поэтому весьма заманчивым является использование полупроводниковых приборов для целей преобразования частоты. Инвертор на полупроводниковых приборах может

быть построен на принципе использования триода в режиме ключа. Однако при ограниченных мощностях существующих типов полупроводниковых триодов нельзя получить преобразователь частоты достаточной мощности. Поэтому в преобразователях частоты средней мощности может найти применение вентильно-контактный инвертор. Исследования, результаты которых приводятся ниже, показали, что такие преобразователи частоты имеют ряд преимуществ перед ионными преобразователями.

Применение насыщающихся дросселей в преобразователях частоты

Применение насыщающихся дросселей в схемах выпрямления рассмотрено в работах Ф. Коппельманна и Ю. Г. Толстого [Л. 1]. Работа насыщающихся дросселей в ионных преобразователях рассмотрена М. М. Акодисом [Л. 2]. В установках с ионными приборами насыщающиеся дроссели замедляют нарастание обратного напряжения и уменьшают его амплитуду, поэтому мощность преобразователя может быть значительно увеличена. М. М. Акодис указывает на целесообразность применения насыщающихся дросселей в схемах инверторов для увеличения мощности преобразователя.

В лаборатории промышленной электроники МЭИ применение насыщающихся дросселей использовано для повышения предельной частоты инвертора с конденсаторной коммутацией (инж. В. А. Соколов [Л. 4]) и для повышения устойчивости работы инвертора с конденсаторной коммутацией при выходном напряжении, близком к синусоидальному (инж. С. Г. Обухов [Л. 5]).

Роль насыщающихся дросселей в инверторе

Рассмотрим электромагнитные процессы в инверторе с конденсаторной коммутацией при наличии насыщающихся дросселей (рис. 5).

Характеристика насыщающегося дросселя имеет резко выраженный участок насыщения (рис. 6, а и б). Подмагничивание насыщающегося дросселя постоянным током смещает начало координат на величину H_0 .

Начнем рассмотрение процессов с момента горения прибора А (рис. 5). Насыщающийся дроссель в цепи вентиля А имеет малую индуктивность, так как при протекании прямого тока через вентиль он насыщен, и его рабочая точка, определяющая индукцию B и напряженность поля H , располагается на пологом участке кривой намагничивания (точка 1 на рис. 6, а). Коммутирующий конденсатор C_k заряжен так, что его правая обкладка положительна. В дросселе $НД_2$ нет тока, и его рабочей точкой является точка 5.

В момент времени $t = t_0$ (рис. 7) на сетку вентиля Б подается отпирающий импульс, и вентиль Б начинает пропускать ток. Коммутирующий конденсатор будет разряжаться через цепь, состоящую из горящего прибора Б, горящего прибора А, дросселей $НД_1$ и $НД_2$. В течение периода коммутации дроссель $НД_1$ в цепи анода вентиля А, прекращающего работу, будет насыщенным. Рабочая точка перемещается по кривой намагничивания из положения 1 в положение 2 (рис. 6, а). Рабочая точка дросселя $НД_2$ по кривой намагничивания переместится из положения 5 в положение 1. Таким образом, оба насыщающихся дросселя не будут оказывать влияния на процесс коммутации. Некоторое увеличение времени коммутации ($\Delta t = t_0 - t_1$) происходит за счет индуктивности рассеяния насыщающихся дросселей.

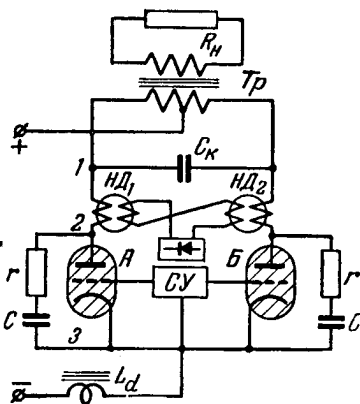
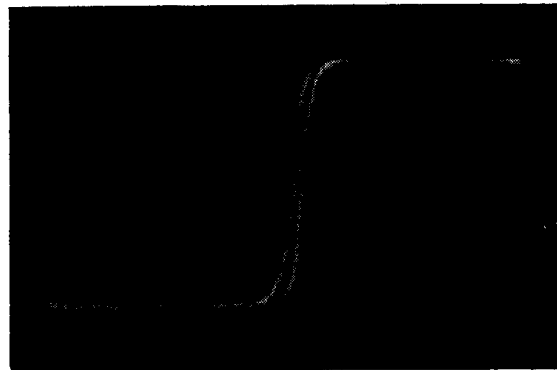
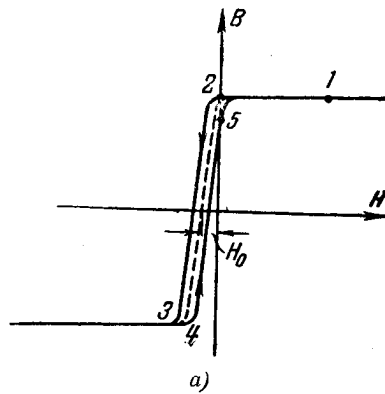


Рис. 5. Схема параллельного инвертора с насыщающимися дросселями в анодных цепях и конденсаторами, включенными параллельно вентилям.

После погасания вентиля A ток коммутирующего конденсатора протекает по контуру: HD_1 , HD_2 , вентиль B и цепочка rC , шунтирующая вентиль A . Под действием этого тока начинается перемагничивание HD_1 , вследствие чего его индуктивность резко возрастает (участок 2-3 кривой на рис. 6,а). В момент t_1 все на-



б)

Рис. 6.

а — кривая намагничивания пермаллоя; б — осциллограмма намагничивания пермаллоя.

пряжение коммутирующего конденсатора, т. е. напряжение между точками 1 и 3 на рис. 5, приложено к дросселю HD_1 (кривая u_{1-2} на рис. 7). Напряжение на конденсаторе, шунтирующем вентиль, а следовательно, и на вентиле, равно нулю. По мере заряда этого конденсатора обратное напряжение на вентиле будет возрастать, а напряжение на дросселе уменьшаться. В момент t_2 напряжение на дросселе меняет знак, а в момент t_4 напряжение на вентиле меняет знак, переходя от отрицательных значений к положительным. Отрицательное напряжение дей-

ствует на вентиль в течение времени от t_1 до t_4 . При этом момент прохождения напряжения на вентиле через нуль сдвигается вправо относительно точки t_3 . Таким образом, значительно увеличивается время, в течение которого анод отрицателен по отношению к катоду, т. е. время, предоставляемое схемой на восстановление управляемости сетки. В результате такого видоизменения формы кривой напряжения на вентиле удастся, во-первых, увеличить предельную частоту инвертора в 1,5—1,7 раза и, во-вторых, обеспечить большую устойчивость инвертора к толчкам нагрузки при выходном напряжении, близком к синусоиде.

Изменение формы напряжения, действующего на вентиль, имеет и другой смысл. Основным фактором, ограничивающим срок службы газонаполненных тиратронов, является так называемое «жестчение». Установлено, что жестчение происходит более интенсивно, если обратное напряжение вентиль имеет крутой фронт нарастания. Поэтому применение насыщающихся дросселей, уменьшающих скорость нарастания обратного напряжения, увеличит срок службы прибора.

Экспериментальное исследование инвертора с насыщающимися дросселями в анодных цепях

Влияние насыщающихся дросселей на форму кривой напряжения между анодом и катодом вентиль исследовалось в двухфазном инверторе (рис. 5) с целью получения максимальной частоты на выходе инвертора [Л. 4].

На рис. 8,а представлена осциллограмма напряжения между точками 1 и 3 схемы при частоте инвертора 1 700 гц. Это же напряжение должно было бы быть на вентиле в схеме без насыщающегося дросселя и конденсатора.

На рис. 8,б представлено напряжение на вентиле при включении в анодную цепь насыщающегося дросселя и конденсатора параллельно вентилу при той же частоте. Как видно из осциллограмм, время, в течение которого напряжение между анодом и катодом отрицательно, в 1,5—2 раза больше времени, в течение которого анод отрицателен по отношению к катоду в схеме без насыщающегося дросселя.

Это позволило на серийных тиратронах ТР-5/2 повысить предельную частоту двухфазного инвертора с 1 000 до 1 700 гц.

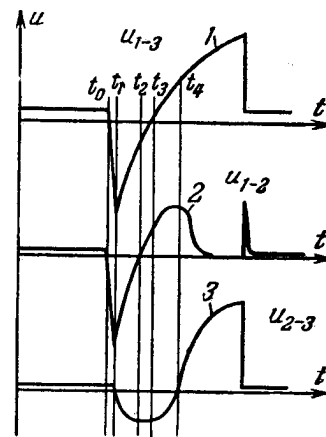


Рис. 7. Кривые изменения напряжений в схеме рис. 5.
1 — между точками 1 и 3; 2 — между точками 1 и 2; 3 — между точками 2 и 3.

Исследование влияния насыщающихся дросселей на повышение устойчивости инвертора производилось на трехфазном инверторе [Л. 5], схема которого представлена на рис. 9.

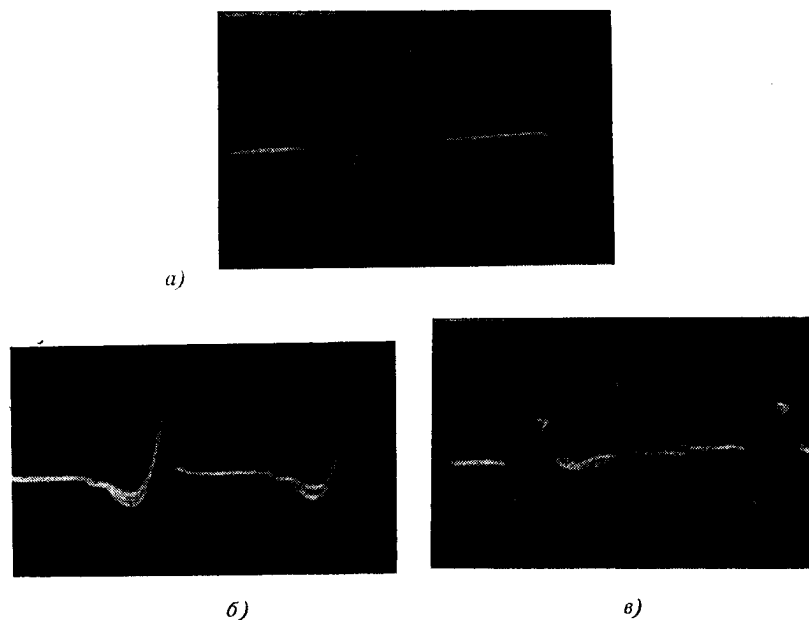


Рис. 8. Осциллограммы напряжений в схеме рис. 5.

а — между точками 1 и 3; б — между точками 2 и 3; в — между точками 1 и 2.

На рис. 10,а приведена осциллограмма напряжения на вентиле в инверторе без насыщающихся дросселей в анодной цепи, на рис. 10,б — напряжение на вентиле с насыщающимся дросселем. Как видно из осциллограмм, время на восстановление управляющих свойств сетки возросло примерно в 2 раза (с 35 до 65).

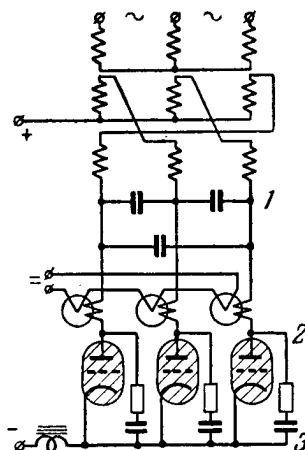


Рис. 9. Схема трехфазного инвертора.

Было проверено также повышение устойчивости инвертора при толчках нагрузки. Изменение нагрузки проводилось на одну и ту же величину для инвертора без насыщающегося дросселя и с дросселем.

При отсутствии дросселя угол, представляемый на восстановление управляющих свойств, уменьшался настолько, что происходил срыв инвертирования. Такое же изменение нагрузки в схеме с насыщающимися дросселями не приводило к срыву инвертирования.

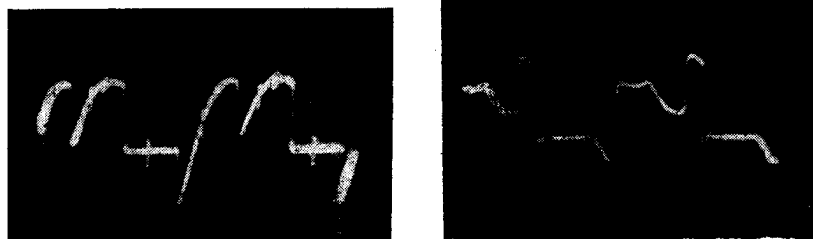


Рис. 10. Сциллограммы напряжений в схеме рис. 9.
а — между точками 1 и 2; б — между точками 2 и 3.

Вентильно-контактный инвертор

В этом преобразователе вместо тиратронов применены неуправляемые вентили, а функции управления выполняются механическими контактами. До настоящего времени контактные преобразователи применяются только в маломощных вибропреобразователях и в мощных выпрямителях при использовании насыщающихся дросселей. Вентильно-механический инвертор

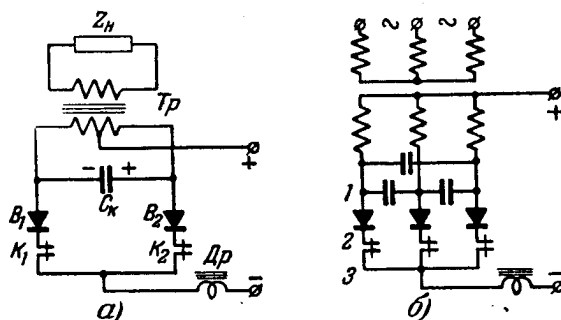


Рис. 11. Схемы вентильно-контактных инверторов.
а — однофазного; б — трехфазного.

является преобразователем на средние мощности. Работа контактов сводится к размыканию обратных токов вентиляей.

Обратимся к схеме рис. 11,а. Пусть контакт K_1 замкнут, ток протекает через B_1 и K_1 . Коммутирующий конденсатор C_k заряжается с указанной полярностью. Если теперь замкнуть контакт K_2 , не размыкая K_1 , емкость C_k будет разряжаться через B_1 , B_2 , K_2 , K_1 и запрет вентиль B_1 . Тогда через K_1 будет протекать малый обратный ток вентиля B_1 ; этот ток может быть легко разорван контактом K_1 .

Проверка описанного принципа проводилась на трехфазном вентильно-механическом преобразователе (рис. 11,б).

Контактное устройство состояло из барабана, вращаемого двигателем постоянного тока, и роликов, связанных с барабаном

силой трения. Барабан был выполнен в виде бакелитового цилиндра с секторами из латуни, которые соединялись с минусом источника питания. Три ролика, расположенные по окружности барабана, связаны с соответствующими цепями трехфазной схемы. При вращении барабана осуществляется контакт. Наибольшей скорости вращения 3 000 об/мин соответствует частота 100 гц.

Снятые осциллограммы подтверждают принцип работы устройства. Форма напряжения между точками 1 и 3 (рис. 12) аналогична кривой напряжения на тиратроне в автономном трехфазном инверторе.

Для вентильно-механического инвертора важным фактором является скорость нарастания тока при включении контактов.

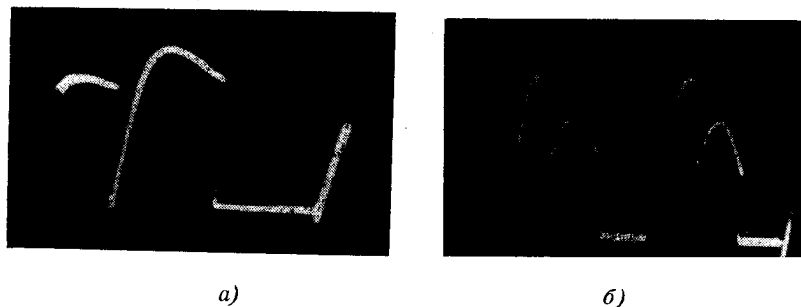


Рис. 12. Осциллограмма напряжений в схеме рис. 11,б.
а — между точками 2 и 3; б — между точками 1 и 3.

Если коммутирующие конденсаторы приключены к тем концам первичной обмотки инверторного трансформатора, к которым присоединены и контакты, то контур коммутации будет иметь весьма малую индуктивность. Ток коммутации, а следовательно и ток включающегося контакта, будет нарастать очень быстро, вследствие чего возможно приваривание контактов.

Поэтому коммутирующий конденсатор следует приключать ко вторичной обмотке трансформатора. Тогда в контур коммутации войдет индуктивность рассеяния трансформатора, которая будет ограничивать скорость нарастания тока при коммутации.

Вторичная обмотка трансформатора обычно является обмоткой высшего напряжения, поэтому такое включение является более выгодным и с точки зрения использования конденсатора.

Вентильно-механическую коммутацию можно применить в существующих типах вибропреобразователей для безыскровой коммутации, увеличивающей срок службы контактов.

Выводы

1. Насыщающиеся дроссели, включенные в анодную цепь вентилей, и конденсаторы, присоединяемые параллельно вентилям в параллельном инверторе (являющиеся выходным звеном преобразователя частоты), позволяют:

- а) повысить предельную частоту работы инвертора;
- б) повысить устойчивость инвертора против срывов инвертирования при толчках нагрузки.

2. Предельную частоту работы инвертора можно повысить в 1,5—2 раза по сравнению с инвертором без насыщающихся дросселей.

3. В некоторых случаях могут найти применение вентильно-контактные инверторы на малые и средние мощности.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Расчет напряжения на вентиле

Определим напряжение на вентиле в непроводящую часть периода при наличии насыщающегося дросселя в анодной цепи вентиля и конденсатора, шунтирующего вентиль. Включение этих элементов в схему при соответ-

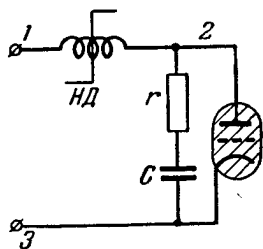


Рис. 13. Схема одной фазы параллельного инвертора для расчета напряжения на вентиле.

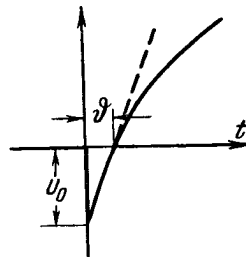


Рис. 14. Напряжение, действующее между точками 1 и 3 в схеме рис. 8.

ствующем выборе параметров насыщающегося дросселя и конденсатора, как указывалось выше, позволяет изменить форму кривой напряжения между анодом и катодом.

Контур, воздействующий на форму напряжения между анодом и катодом, представлен на рис. 13. Сопротивление r служит для ограничения тока разряда конденсатора через тиратрон при очередном зажигании.

В том случае, когда желательно получить наибольшую частоту двухфазного инвертора и на выходе допустимо иметь напряжение, отличающееся от синусоиды, напряжение на вентиле в непроводящую часть периода будет изменяться по линейному закону. В том же случае, когда напряжение на выходе близко к синусоидальному, напряжение на вентиле изменяется по синусоидальному закону.

Для расчета напряжения на вентиле важен начальный участок изменения напряжения (сразу после погасания тиратрона).

Для этого участка можно принять, что при любой форме выходного напряжения в первые моменты времени после погасания тиратрона между точками 1 и 3 (рис. 13), приложено напряжение, линейно возрастающее от отрицательных значений к положительным (рис. 14).

Аналитически входное напряжение, действующее на контур, можно записать в следующем виде:

$$u_{ex}(t) = U_0(-1 + kt), \quad (1)$$

или в операторной форме

$$U_{ex}(p) = U_0 \left(-1 + \frac{k}{p} \right), \quad (2)$$

где U_0 — начальный скачок напряжения на контуре;
 $k = \frac{1}{\vartheta}$ — угловой коэффициент, определяющий скорость нарастания напряжения.

Запишем напряжение на вентиле в операторной форме в виде:

$$U_s^*(p) = \frac{U_s(p)}{U_0} = \frac{\left(\frac{k}{p} - 1\right)(\tau p + 1)\omega_0^2}{p^2 + 2ap + \omega_0^2}, \quad (3)$$

$$\begin{aligned} \text{где } \omega_0^2 &= \frac{1}{LC}; \\ \tau &= rC; \\ a &= \frac{r}{2L}. \end{aligned}$$

По изображению $U_s^*(p)$ нетрудно получить выражения для напряжения на вентиле $u_s^*(t)$.

Однако при этом получается слишком громоздкое выражение, поэтому примем некоторые упрощающие допущения.

Так как величина добавочного сопротивления r в цепи конденсатора невелика, то можно принять:

$$a^2 \ll \omega_0^2.$$

Тогда

$$\omega^2 = \omega_0^2 - a^2 \approx \omega_0^2. \quad (4)$$

В таком случае

$$\begin{aligned} u_s^*(t) &= (k\tau - 1)[1 - e^{-at} \cos \omega_0 t] - \omega_0 \tau e^{-at} \sin \omega_0 t + \\ &+ kt + \frac{k}{\omega_0} e^{-at} \sin \omega_0 t. \end{aligned} \quad (5)$$

Учитывая, что

$$\omega_0 \tau = \frac{2\pi}{T_0} \tau \text{ и } \frac{\tau}{T_0} \approx 0,$$

а также, что

$$k\tau = \frac{\tau}{\vartheta} \approx 0,$$

получим:

$$u_s^*(t) = kt - 1 + e^{-at} \left(\cos \omega_0 t + \frac{k}{\omega_0} \sin \omega_0 t \right). \quad (6)$$

Если скорость нарастания напряжения мала по сравнению с собственной частотой контура и $\vartheta = \frac{T}{4} = \frac{1}{k}$, получим:

$$u_s^*(t) = \frac{4t}{T} - 1 + e^{-at} \cos \omega_0 t. \quad (7)$$

Если пренебречь затуханием свободных колебаний контура, состоящего из насыщающегося дросселя и конденсатора, то из (7) можно определить пределы собственной частоты колебаний ω_0 этого контура.

Частота собственных колебаний контура должна лежать в пределах от $\omega_0 = \omega_H$ до $\omega_0 = 2\omega_H$, где ω_H — частота инвертора. Таким образом, при изменении частоты инвертора необходимо изменять и собственную частоту колебаний контура:

$$\omega_0 = \frac{1}{\sqrt{LC}}. \quad (8)$$

Как уже указывалось, величина индуктивности насыщающегося дросселя принята постоянной для упрощения расчета. В действительности же она изменяется в зависимости от положения рабочей точки на кривой намагничивания. Поэтому собственная частота контура может быть определена лишь приближенно. Кроме того, при изменении начального подмагничивания положение начальной точки 2 (рис. 6,а) изменяется, в связи с этим изменяется также и средняя индуктивность насыщающегося дросселя, так как изменяется частичный цикл перемagnetизации, который определяет индуктивность дросселя.

Изменение постоянного подмагничивания позволяет в некоторых пределах изменять собственную частоту контура, чем можно воспользоваться при экспериментальной подгонке частоты собственных колебаний контура ω_0 к требуемой величине.

Режим работы преобразователя частоты, предназначенного для питания асинхронных двигателей, характеризуется тем, что напряжение на выходе близко к синусоидальному.

В этом случае важно обеспечить устойчивую работу инвертора при толчках нагрузки. Для расчета таких режимов удобнее пользоваться выражением (6), преобразованным к виду:

$$u_a^*(t) = kt - 1 - e^{-at} \sqrt{\frac{k^2 + \omega_0^2}{\omega_0^2}} \sin(\omega_0 t + \varphi), \quad (9)$$

где $\operatorname{tg} \varphi = \frac{\omega_0}{k}$.

По (9) на рис. 15 построена в качестве примера кривая напряжения на вентиле (кривая 1) при изменении напряжения на коммутирующем конденсаторе соответственно кривой 2.

Из построения видно, что время на восстановление управляющих свойств сетки увеличивается благодаря изменению формы кривой напряжения на вентиле.

Величину типовой мощности насыщающегося дросселя в установках для повышения предельной частоты можно принять равной для двухфазного инвертора:

$$P_{dp} = 0,2P_d, \quad (10)$$

где P_d — мощность в звене постоянного тока инвертора.

В установках, где насыщающийся дроссель используется для повышения устойчивости инвертора против срывов инвертирования, величина начального скачка обратного напряжения будет меньше. Поэтому типовая мощность каждого из дросселей будет также меньше.

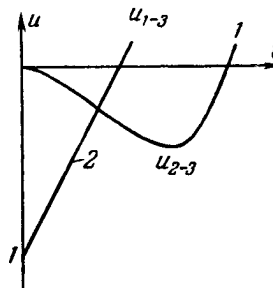


Рис. 15.

Для трехфазного инвертора общая типовая мощность всех дросселей будет не больше величины, даваемой формулой (10).

Приближенная оценка установленной мощности насыщающихся дросселей показывает, что установленная мощность добавочного оборудования не слишком сильно удорожает установку.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. Г. Толстов, Контактные преобразователи, Изд. АН СССР, 1953.
 2. М. М. Акодис, Регулирование скорости нарастания обратного напряжения в цепях с ионными вентилями, «Электричество», 1952, № 10.
 3. Г. И. Шевченко, Режимы работы ионного преобразователя частоты, Труды МЭИ, вып. XIII, 1953.
 4. В. А. Соколов, Дипломный проект, МЭИ, 1955.
 5. С. Г. Обухов, Дипломный проект, 1956.
-

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТОКА ПО ПОВЕРХНОСТИ НАКАЛЕННОГО ОКСИДНОГО КАТОДА В ИОННЫХ ПРИБОРАХ

Канд. техн. наук В. Д. Соболев

1. Введение

Нагрузочная способность и долговечность ионных приборов с накалимым катодом — газотронов и тиратронов определяются в первую очередь качеством применяемого в них катода и правильным выбором режима его работы.

В настоящее время в газотронах и тиратронах используется в подавляющем большинстве случаев оксидный катод прямого или косвенного нагрева в связи с рядом преимуществ оксидного катода по сравнению с катодами других видов.

При расчете и конструировании катодов газотронов и тиратронов в настоящее время исходят из следующего.

Считают, что в ионных приборах вследствие компенсации отрицательного объемного заряда электронов положительными ионами, образующимися в плазме разряда, средняя плотность тока примерно одинакова на всей поверхности катода, как бы ни была сложна конфигурация этой поверхности. В связи с таким представлением конфигурация катода выбирается только из условий получения максимальной экономичности катода, равномерной температуры его поверхности и простоты конструктивного выполнения. Широкое распространение получили катоды в форме цилиндров с внутренними продольными ребрами (тиратрон ТР1-40/15), цилиндров с наружными продольными и поперечными ребрами (тиратрон ТР1-2,5/2) и т. п.

Этими же соображениями, а также соображениями времени разогрева катода и предохранения сетки от напыления на нее бария с катода руководствуются при выборе геометрии, количества и размеров тепловых экранов катода.

Эмитирующая поверхность катода рассчитывается при этом путем деления заданного анодного тока прибора на некоторую предельно допустимую плотность тока на катоде. Величина последней устанавливается заводами путем анализа результатов испытания катодов различных приборов на срок службы.

При этом обращает на себя внимание чрезвычайно сильный разброс данных о сроке службы катодов разной формы и размеров при работе их с равными средними плотностями тока. При тщательном анализе можно обнаружить определенную закономерность этого разброса, состоящую в том, что катоды с сильно развитой ребристой поверхностью и малыми расстояниями между ребрами имеют, как правило, меньший срок службы, чем катоды с более простой конфигурацией. Эта закономерность, а также исследование внешнего вида выходящих из строя катодов и сопоставление теоретических и экспериментальных данных об эмиссии оксидного катода с данными о практически используемых плотностях тока на катодах промышленных приборов позволяют предположить, что существующее сейчас представление о равномерном распределении тока по катоду является ошибочным.

Задача настоящей работы состояла в экспериментальном исследовании распределения тока по поверхности оксидного катода газотронов и тиратронов и определении факторов, влияющих на распределение тока по катоду.

Цель проведения серии экспериментов такого рода состоит в необходимости научного обоснования расчетных параметров катода, выработки рекомендаций по конструктивному его оформлению и разработки более совершенной методики расчета подогревных оксидных катодов газотронов и тиратронов.

2. Распределение тока по катоду в непрерывном режиме

а) *Методика проведения экспериментов.* Экспериментальное изучение распределения тока по поверхности катода в ионном приборе может быть осуществлено с помощью следующих методов:

а) Метод холодного зонда, при котором о плотности тока на катоде судят по плотности беспорядочного электронного или ионного тока на холодный зонд, помещенный перед соответствующим участком катода.

б) Метод накаливаемого зонда, при котором зонд изготавливается из того же материала, что и катод, располагается перед поверхностью катода и нагревается специальным подогревателем или лучейспусканием с катода. О плотности тока на катоде судят по току на зонд при соединении его с катодом.

в) Метод секционированного катода, при котором катод делится на изолированные друг от друга секции, имеющие самостоятельные выводы, которые позволяют включать в каждую секцию измерительный прибор и определять распределение тока по катоду.

Первые два метода имеют то достоинство, что не требуют существенных нарушений конструкции катода и всего катодного узла, и, таким образом, очень удобны для обследования промышленных типов газотронов и тиратронов. Однако, как показывают теоретические соображения и проведенная при выпол-

чении настоящей работы экспериментальная проверка применимости этих методов, оба они позволяют получить только приближенное представление о характере распределения тока по поверхности катода.

Метод секционированного катода обладает тем достоинством, что он дает непосредственные, наиболее достоверные данные о распределении тока по катоду. В связи с этим данный метод и был использован в настоящей работе в качестве основного метода, несмотря на то, что его применение требует существенного усложнения катодного узла экспериментальной лампы. Специальные эксперименты, проведенные в процессе выполнения работы, позволили установить, что сопротивления вводов, проводов и измерительных приборов в цепях секций не вносят существенных погрешностей при измерении распределения тока по катоду.

Желание максимально приблизиться при разработке катодов экспериментальных ламп к существующим промышленным типам катодов и вместе с тем создать наиболее простую и надежную конструкцию послужило основанием для разработки приборов, имеющих цилиндрический секционированный катод с внутренней оксидированной поверхностью.

Катод, схематически изображенный на рис. 1, состоял из четырех кольцевых секций 1 высотой 5 мм каждая, закрепленных изолированно друг от друга и имевших самостоятельные выводы. При монтаже обеспечивался минимальный зазор между секциями (не более 0,5—0,7 мм). Накал секций катода осуществлялся расположенным вокруг секций спиральным подогревателем 3. Тщательное экранирование катода тепловыми экранами 4 и 6 обеспечивало равномерную температуру катода. Смотровые отверстия 5 в экранах позволяли контролировать температуру катода оптическим пирометром. Применение двух анодов 2, расположенных симметрично относительно катода, позволило исключить ошибки, вызванные неравномерным активированием поверхности оксида.

Экспериментальные приборы выполнялись с диаметром секций катода 8, 12 и 21,5 мм. Катод оксидировался двухкарбонатной пастой состава: BaCO_3 — 50% и SrCO_3 — 50%. Лампы заполнялись аргоном до давления $p = 0,4$ мм рт. ст.

Были разработаны и обследованы также лампы, имевшие цилиндрический секционированный катод с наружной рабочей поверхностью. Четыре кольцевые секции катода высотой 6 мм каждая были закреплены на фарфоровой трубочке диаметром 5 мм. Внутри трубочки вставлен спиральный вольфрамовый подогреватель. Катод был окружен двумя тепловыми экранами.

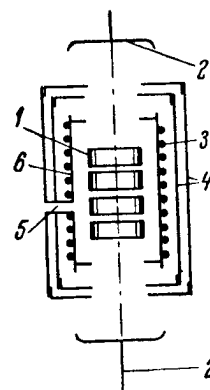


Рис. 1. Схематическое изображение конструкции секционированного катода с внутренней оксидированной поверхностью.

Внутренний экран имел самостоятельный вывод, что позволяло, включая экран в качестве анода, оценивать эмиссионные качества секций катода. Как и в лампах первого типа, здесь имелись два дисковых анода, расположенных симметрично относительно катода. Лампы этого типа отличались друг от друга величиной зазора между катодом и внутренним экраном. Были изготовлены лампы с зазором 6, 8, 10 и 20 мм. Все лампы были заполнены аргоном до давления $p = 0,4$ мм рт. ст.

Эксперименты проводились на схеме, представленной на рис. 2. Схема позволяла производить испытание в одном из двух режимов:

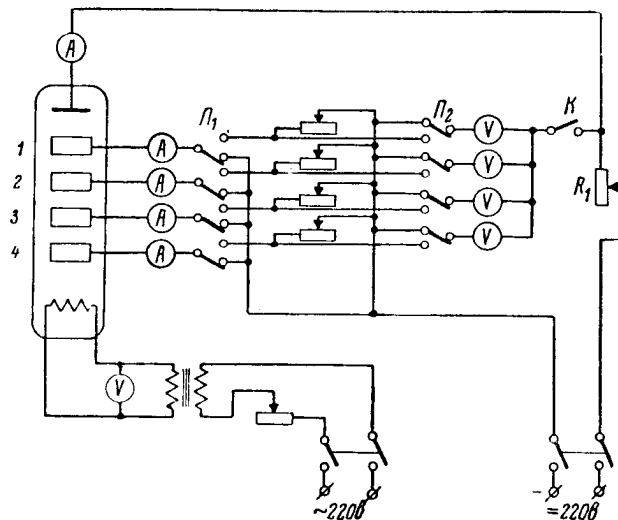


Рис. 2. Схема измерения распределения тока по секциям катода.

а) Все секции катода соединены вместе через амперметры и имеют равный потенциал (нижнее положение переключателя Π_1). Анодный ток регулируется сопротивлением R_1 .

б) В цепи секций вводятся регулируемые сопротивления, позволяющие оценить погрешности, вносимые сопротивлениями амперметров, проводов и вводов к секциям. Как показали эксперименты, эти погрешности невелики и практически несущественны. Введение сопротивлений позволяло также определять условия искусственного выравнивания распределения тока.

Эта же схема позволяет производить исследование распределения тока по катоду при работе лампы на переменном токе. Для этого выключателем K отключаются вольтметры постоянного тока, а в анодную цепь вместо постоянного напряжения включается переменное напряжение. Для оциллографирования токов секций катода используются шунты амперметров или спе-

циальные, включаемые последовательно с амперметрами калиброванные сопротивления.

б) *Результаты экспериментов.* Первые эксперименты, цель которых состояла в проверке правильности предположения о неравномерном распределении тока по катоду, были проведены на приборах, имевших цилиндрический секционированный катод диаметром 12 мм с внутренней рабочей поверхностью. Измерения проводились при постоянном токе 750 ма, что соответствует средней плотности тока на катодe 100 ма/см², принимаемой обычно за нормальную при конструировании газотронов и тиратронов.

В результате экспериментов было установлено, что ток между секциями катода распределяется очень неравномерно. Первая, ближняя к катоду секция загружается примерно 70—80% тока, на вторую секцию идет 15—20% тока, а на третью и четвертую секции идет в сумме всего около 5% тока. Одновременно было обнаружено, что вновь изготовленные лампы дают заметный разброс данных о распределении тока по катоду как от лампы к лампе, так и от измерения к измерению на одной и той же лампе. Этот разброс вызван, очевидно, изменением эмиссионных свойств секций катода в первые часы тренировки его анодным током. Удалось установить, что разброс данных резко уменьшается, если измерения производить после тренировки вновь изготовленных ламп в течение 20—30 ч. Погрешности в определении распределения тока по катоду возникают также при отсчете показаний приборов сразу после изменения режима работы лампы (напряжения накала катода, анодного тока и т. п.). Выяснилось, что после изменения режима работы новое распределение тока устанавливается не сразу, а постепенно, в течение 10—15 мин.

Правильный выбор режима измерений, позволяющего исключить указанные погрешности, дал возможность получить при экспериментах на нескольких лампах и при горении разряда в каждой лампе поочередно на оба анода близко совпадающие результаты. Таким образом выяснилось, что неравномерное распределение тока по катоду является не случайным, а закономерным явлением.

Для выяснения влияния геометрии катода, и в частности его диаметра, на распределение тока по катоду были обследованы лампы с диаметрами катода 21,5; 12 и 8 мм.

Измерения производились при анодном токе, соответствующем средней плотности тока на катодe 100 ма/см².

На базе полученных экспериментальных данных оказалось возможным построить усредненные по нескольким измерениям эпюры распределения тока по катоду для трех его диаметров. Сравнение этих эпюр позволило сделать вывод о существенном влиянии диаметра катода на распределение тока по его поверхности и подобрать ориентировочную (в связи с малым количеством секций катода) эмпирическую формулу, описывающую распределение плотности тока.

Если j_m — плотность тока у ближнего к аноду края катода;
 j_x — плотность тока на расстоянии x от края катода и d — диаметр катода, то

$$j_x = j_m \left(1 - \sqrt{\frac{x}{d}} \right). \quad (1)$$

Формула справедлива при $x \leq d$, так как участки катода, расположенные на расстоянии $x > d$, практически не нагружены током, т. е. $j_x = 0$ при $x > d$.

На рис. 3 приведены построенные по этой формуле кривые распределения тока по катодам с диаметрами 21,5, 12 и 8 мм.

Здесь же нанесены точки полученных экспериментально эпюр распределения тока. Из рисунка видно, что эпюры распределения тока, построенные по формуле, совпадают с данными эксперимента с вполне достаточной для практических целей точностью.

Эксперименты показали, что формула справедлива как при высоте катода, большей его диаметра, так и при коротких катодах с высотой $h < d$.

Эксперименты по исследованию распределения тока по поверхности катода с наружной рабочей поверхностью, проведенные на лампах с разными зазорами между катодом и экраном, показали, что в этом случае распределение тока также неравномерное и зависит от геометрии катода. При большой длине катода в работе участвует только ближняя к аноду его часть, по

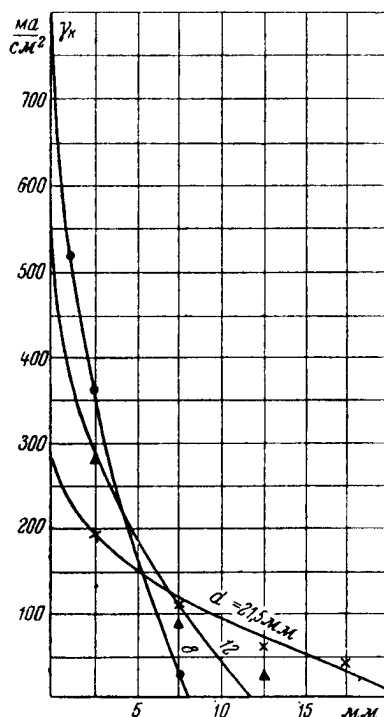


Рис. 3. Кривые распределения тока по катодам различных диаметров.

длине примерно равная двойной ширине щели между катодом и экраном. Распределение тока в этом случае удовлетворительно (с точностью до 10—12%) описывается аналогичной по структуре предыдущему случаю формулой

$$j_x = j_m \left(1 - \sqrt{\frac{x}{2b}} \right), \quad (2)$$

где b — ширина щели между катодом и экраном. И в этом случае формула справедлива при $x \leq 2b$ и $j_x = 0$ при $x > 2b$.

Основной причиной неравномерного распределения тока по катоду в непрерывном режиме являются разные расстояния от анода до различных участков катода и наличие вследствие этого перепадов потенциала в плазме разряда между этими участками. Вместе с тем имеется ряд других факторов, либо способствующих, либо препятствующих установлению неравномерного распределения тока по поверхности катода.

Выравниванию распределения тока по катоду способствует диффузия ионов в глубь щели катода. Выравниванию способствует также падение напряжения на сопротивлении оксидного слоя, создающееся при прохождении анодного тока. Наконец, при больших плотностях тока на катод вступает в действие еще один фактор, способствующий выравниванию распределения тока, а именно насыщение наиболее загруженных участков катода, приводящее к переходу тока на менее загруженные участки.

Установлению неравномерного распределения тока способствует нагрев наиболее загруженных участков оксида током, приводящий к росту эмиссии и уменьшению сопротивления оксида на этих участках.

Представляет интерес определение степени влияния перечисленных факторов на распределение тока по катоду при разных режимах его работы, т. е. при различных анодных токах, разных температурах катода, при изменении рода и давления газа, заполняющего прибор, и т. п.

Однако в случае оксидного катода все эти факторы настолько тесно связаны друг с другом, что их раздельное исследование чрезвычайно затруднительно. В противоположность этому применение секционированного вольфрамового катода позволяет исследовать раздельно влияние диффузии ионов, ограниченной эмиссионной способности катода (поскольку насыщение вольфрамового катода достаточно ярко выражено), а затем и влияние сопротивления оксида путем включения в цепи секций катода сопротивлений, моделирующих сопротивление оксида. Была изготовлена лампа с секционированным вольфрамовым катодом, схематически представленная на рис. 4, и проведен эксперимент, сущность которого сводится к следующему.

Предположим, что к источнику постоянного напряжения через общее балластное сопротивление присоединяются параллельно два газотрона, как это показано на рис. 5,а. Газотроны имеют одинаковые катоды, одинаковое газовое наполнение и отличаются только расстояниями между катодом и анодом. Тогда

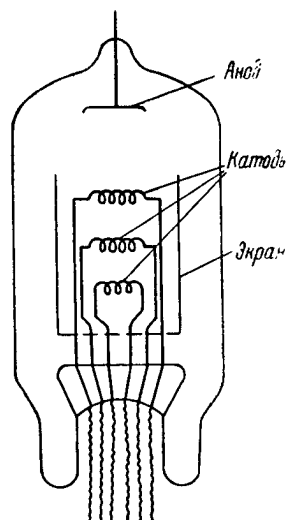


Рис. 4. Схематическое изображение лампы с секционированным вольфрамовым катодом.

вольтамперные характеристики этих газотронов, как это показано на рис. 5,б, должны отличаться только величиной падения напряжения ΔU_a в режиме нормальных токов.

Пренебрегая разницей между потенциалом зажигания и потенциалом горения, легко построить распределение тока между приборами при разных значениях общего тока.

Процесс распределения тока в газотроне с секционированным катодом отличается от разобранных случаев наличием общей для всех катодов плазмы разряда, диффузией ионов из области загруженного током катода к катодам, более удаленным от анода.

Таким образом, снятие вольтамперных характеристик горения разряда на каждый из катодов, построение по ним кривой

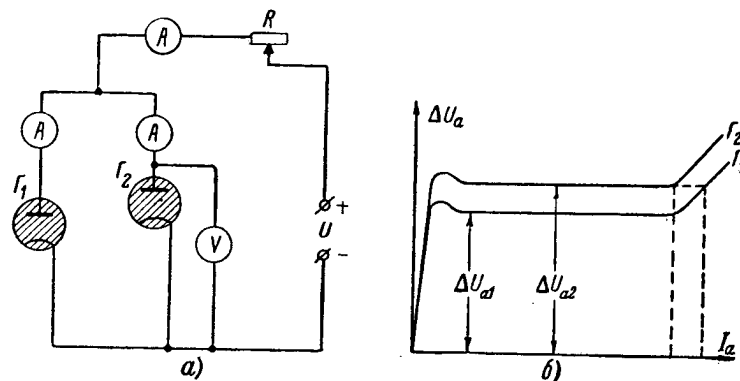


Рис. 5.

а — принципиальная схема исследования распределения тока между двумя газотронами;
б — вольтамперные характеристики газотронов с разными расстояниями анод—катод.

распределения тока между катодами и сопоставление ее с действительным распределением тока при одновременной работе катодов позволяют определить влияние диффузии ионов на распределение тока по катоду.

Эксперименты на лампе с секционированным вольфрамовым катодом подтвердили предположение о влиянии диффузии ионов, сопротивления оксида и ограниченной эмиссионной способности на распределение тока по катоду и позволили оценить степень их влияния при разных режимах работы катода. Выяснилось, что с ростом анодного тока должно происходить некоторое выравнивание распределения тока по катоду, количественно не сильное до тех пор, пока не исчерпана нормальная термоэмиссия наиболее загруженных участков катода, и очень сильное при переходе к режиму насыщения загруженных участков.

Проведенные затем эксперименты на лампах с оксидным катодом показали, что действительно при нормально активированном катode в интервале плотностей тока на нем, не превышающих тока термоэмиссии, увеличение анодного тока приводит к дополнительной нагрузке током всех работающих участков

катода и сравнительно слабому включению в работу новых участков. При этом распределение тока по катоду с достаточной для практических целей точностью может описываться приведенными выше формулами (1) и (2).

Анализ факторов, влияющих на характер распределения тока по катоду, позволяет также предсказать, как должно влиять на распределение тока изменение накала катода.

Поскольку изменение температуры катода ведет к изменению тока термоэмиссии и сопротивления оксидного слоя, постольку при малых анодных токах, когда все участки катода работают в режиме отрицательного пространственного заряда, небольшое изменение накала должно слабо сказываться на распределении тока по катоду. Некоторое выравнивание распределения тока при уменьшении температуры катода должно происходить в этом случае только за счет увеличения сопротивления оксида.

При больших анодных токах уменьшение температуры катода может привести к переходу наиболее загруженных током участков катода в режим насыщения. В этом случае должно наблюдаться резкое перераспределение тока между отдельными участками катода при изменении накала. Эти предположения хорошо подтвердились как экспериментами на лампе с вольфрамовым секционированным катодом, так и на лампах с секционированным оксидным катодом.

Эксперименты по исследованию влияния рода газа на распределение тока по катоду, в процессе которых лампы заполнялись гелием, неоном, аргоном и ксеноном, показали, что род газа на распределение тока по катоду влияет очень слабо.

Исследование показало далее, что изменение давления газа в лампе в интересном с практической точки зрения интервале давлений от 0,08 до 0,4—0,6 мм рт. ст. не приводит к существенному изменению распределения тока по катоду.

3. Распределение тока по катоду в импульсном режиме

В качестве метода исследования распределения тока по катоду при работе его в режиме прохождения кратковременных, микросекундных, импульсов был также избран метод секционированного катода.

Эксперименты проводились на лампах, имевших цилиндрический секционированный катод с внутренней или наружной рабочей поверхностью. Лампы имели неоновое или водородное наполнение.

Для измерений использовалась схема, обеспечивавшая прохождение через лампу прямоугольных импульсов тока с длительностями 2 и 10 мксек при частоте посылок 1 200 импульсов в секунду. Она представляла собой модификацию схемы линейного модулятора, в которой источником прямоугольных импульсов является искусственная длинная линия.

Рассуждения о факторах, влияющих на распределение тока по катоду в непрерывном режиме, можно распространить

и на случай работы катода в импульсном режиме. При этом, однако, надо учитывать, что плотности тока, являющиеся предельными для непрерывного режима, для импульсного режима соответствуют лишь области самых малых токов. Таким образом, необходимо проанализировать влияние на распределение тока по катоду различных факторов при больших плотностях тока, характерных для импульсного режима.

С ростом анодного тока все сильнее должно проявляться влияние сопротивления оксида и эмиссионных качеств секций на распределение тока по катоду. При больших плотностях тока это влияние должно быть решающим, тогда как действие геометрических факторов должно стать относительно слабым.

Таким образом, в импульсном режиме ток должен распределяться по катоду в соответствии с эмиссионными свойствами отдельных участков катода. Изменение анодного тока в широком диапазоне больших его значений должно приводить к примерно пропорциональному (из-за влияния различных сопротивлений оксида) изменению тока на участке катода. Однако при сильном уменьшении тока действие этих факторов ослабится и при некоторых значениях тока станет сравнимым с действием геометрических факторов. Дальнейшее уменьшение тока должно тогда сопровождаться перераспределением тока на катоде в соответствии с его геометрией.

Экспериментальное исследование распределения тока по катоду в импульсном режиме подтвердило правильность этих рассуждений. Было установлено, что в приборах, имеющих цилиндрический катод с внутренней рабочей поверхностью диаметром 8 мм и более, при высоте катода 20 мм уже при средней по катоду плотности тока в импульсе порядка $2-4 \text{ а/см}^2$ влияние геометрии на распределение тока по катоду практически не сказывается. Сопоставление распределения тока между секциями с импульсными вольтамперными характеристиками секций показало, что наибольший ток идет действительно на секции, имеющие лучшие эмиссионные свойства и меньшее сопротивление.

В лампах с диаметром катода 6 мм и меньше при плотности тока 4 а/см^2 влияние геометрии уже заметно сказывается.

Обследование ламп, имевших цилиндрический катод с наружной рабочей поверхностью, показало, что в этом случае при средней плотности тока порядка 4 а/см^2 влияние геометрии проявляется при ширине зазора между катодом и катодным экраном 3,5 мм и меньше.

Поскольку промышленные типы импульсных тиратронов имеют, как правило, более широкие катоды и работают при значительно больших плотностях тока на катоде, постольку можно считать, что при расчете катодов импульсных приборов влияние геометрии катода на распределение по нему тока можно не учитывать, т. е. вести расчет в предположении равномерного распределения тока.

4. Методика расчета размеров катода

Если катод импульсного прибора может быть рассчитан сравнительно легко в предположении равномерного распределения тока по его поверхности, то, напротив, расчет активной поверхности катода, предназначенного для работы в непрерывном режиме, должен производиться обязательно с учетом неравномерного распределения тока по его поверхности.

Исходными величинами при расчете должны быть амплитудное значение анодного тока прибора $I_{a.m}$ и предельно допустимая максимальная плотность тока на катоде $j_{m.don}$. Расчет должен основываться на том, что плотность тока на наиболее загруженном участке катода j_m не должна превышать $j_{m.don}$.

В настоящее время не существует данных о величине $j_{m.don}$, обеспечивающей долговечную работу оксидного катода, так как испытания промышленных приборов производились всегда в предположении равномерного распределения тока по катоду и измерялась средняя плотность тока на катоде j_{cp} .

Получавшийся при этом разброс статистических данных о сроке службы катодов вполне понятен, так как при разной их геометрии одному и тому же j_{cp} могут соответствовать совершенно разные значения j_m .

Эти статистические данные можно, однако, использовать для определения $j_{m.don}$, если воспользоваться зависимостью j_{cp} от j_m и размеров катода.

Интегрирование приведенных выше уравнений (1) и (2) позволяет установить такую зависимость. Для цилиндрического катода с внутренней рабочей поверхностью интегрирование дает:

$$j_{cp} = j_m \left(1 - \frac{2}{3} \sqrt{\frac{h}{d}} \right) \text{ для случая } h < d, \quad (3)$$

$$j_{cp} = j_m \frac{d}{3h} \text{ для случая } h \geq d, \quad (4)$$

где h — высота катода;
 d — диаметр катода.

Для цилиндрического катода с внешней рабочей поверхностью:

$$j_{cp} = j_m \left(1 - \frac{2}{3} \sqrt{\frac{h}{2b}} \right) \text{ при } h < 2b \quad (5)$$

и

$$j_{cp} = j_m \frac{2b}{3h} \text{ при } h > 2b, \quad (6)$$

где h — высота катода;
 b — ширина зазора между катодом и катодным экраном.

Проведенный по этим формулам приближенный анализ существующих типов катодов показал, что $j_{м.дон}$ составляет 0,6—0,8 а/см². В действительности, вероятно, эта величина несколько больше, так как расчет не учитывает ребристости катодов, усиливающей неравномерность распределения тока.

Более точное определение величины $j_{м.дон}$ требует, конечно, специальных экспериментов. Пока же можно ориентироваться на величину порядка 0,8—1 а/см².

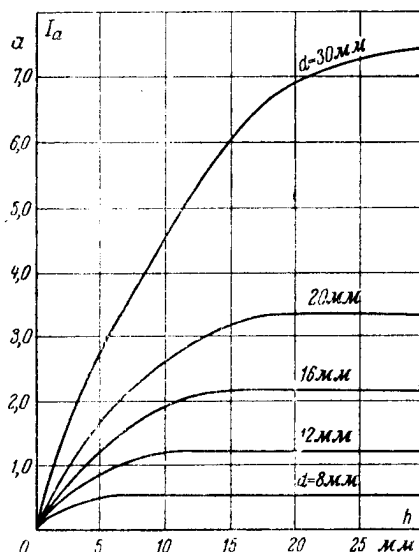


Рис. 6. Семейство расчетных кривых для определения высоты и диаметра катода по заданному анодному току.

На примере цилиндрического катода с внутренней рабочей поверхностью покажем, как должен производиться расчет размеров катода с учетом неравномерной загрузки его током.

Воспользуемся для расчета приведенным выше уравнением (3). Умножив правую и левую его части на поверхность катода πdh , получим:

$$I_a = \pi dh j_{cp} = \pi j_{м.дон} \left(dh - \frac{2}{3} d^{1/2} h^{3/2} \right). \quad (7)$$

Построение семейства кривых $I_a = f(h)$ для различных значений диаметра катода d , как это показано на рис. 6, дает возможность по заданному I_a определить размер катода.

В порядке постановки задачи можно указать путь анализа сложных ребристых катодов.

При цилиндрическом катоде с внутренними продольными ребрами, например, процесс движения ионов можно представить

как бы состоящим из двух этапов, а именно: а) проникновение в глубь цилиндра катода и б) вхождение в щель между ребрами. Применяя для описания первого процесса уравнение (1) и для описания второго процесса уравнение (2), мы получаем уравнения распределения тока по поверхности катода и затем путем их интегрирования, уравнения средней плотности тока на катоде. В частности, для случая, когда $h \approx d - 2a$ и $a \approx 2b$ (где h — высота катода, d — диаметр катода, a — ширина ребра и b — расстояние между ребрами), получается приближенное выражение

$$j_{cp} = \left(1 - \frac{2}{3} \sqrt{\frac{h}{d-2a}}\right) \left(1 - \frac{2}{3} \left(\sqrt{\frac{a}{2b}}\right)\right) j_m. \quad (8)$$

Уравнения такого вида могут быть использованы для расчета размеров катода по заданному току. Расчет при этом осложняется тем, что в формулы входят дополнительные неизвестные величины: a — ширина ребра и b — расстояние между ребрами (или n — число ребер). Это приводит к многозначности решений. Выбор одного из них должен производиться исходя из конструктивных соображений.

УПРАВЛЯЕМЫЕ *RC*-ГЕНЕРАТОРЫ НА ПОЛУПРОВОДНИКОВЫХ ТРИОДАХ

Канд. техн. наук А. А. Лукин

RC-генераторы на полупроводниковых триодах могут строиться по тем же блок-схемам, что и генераторы на электронных лампах. При построении *RC*-генераторов на полупроводниковых триодах необходимо учитывать относительно малое входное и большое выходное сопротивления усилительных каскадов. Это обстоятельство приводит к нецелесообразности применения высокоомных цепей обратной связи и затрудняет плавное изменение частоты генераторов. В некоторых случаях целесообразно отделять цепь обратной связи эмитерными повторителями. Принципиальная схема подобного *RC*-генератора с одной цепью положительной обратной связи в виде четырехзвенной *RC*-цепи дана на рис. 1. С параметрами, указанными на схеме, генера-

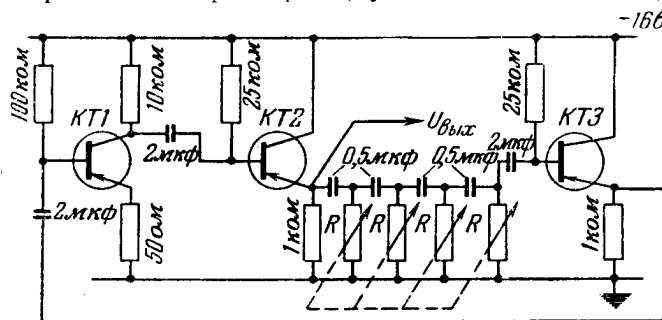


Рис. 1. Генератор *RC* с цепью положительной обратной связи в виде четырехзвенной цепочки.

КТ — типа П1В; $R = 22 \text{ кОм}$.

тор позволяет получать синусоидальное напряжение с действующим значением 3 в в диапазоне частот от 50 до 300 гц. При этом в диапазоне от 50 до 200 гц величина выходного напряжения меняется не более чем на 5%. На рис. 2 приведена принципиальная схема *RC*-генератора с частотно зависимой цепью обратной связи в виде Т-образной схемы и цепью частотно независимой положительной обратной связи. Схема более компактна, чем предыдущая, и дает лучшую форму

выходного напряжения. Частота выходного напряжения определяется параметрами цепи отрицательной обратной связи. Схема может применяться в основном для генерирования напряжения одной фиксированной частоты. Плавное изменение частоты в узком диапазоне (примерно до 40% от f_0) с изменением амплитуды выходного напряжения не более 10% можно осуществлять изменением сопротивления R . Переменное сопротивление в цепи эмитера первого каскада служит при настройке схемы для получения наилучшей формы выходного напряжения.

На рис. 3 приведена схема, дающая хорошие результаты как с точки зрения формы выходного напряжения, так и возможности регулирования частоты.

Рис. 2. Генератор RC с T-образной схемой в цепи отрицательной обратной связи.

КТ - типа П1В.

Наиболее удобным способом является применение в частотно-зависимых цепях обратной связи активных управляемых сопротивлений. В качестве управляемого сопротивления в ламповых

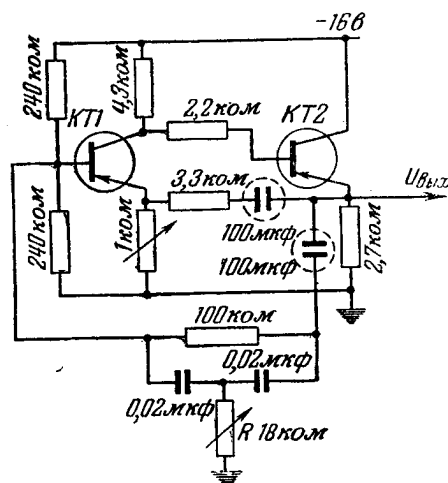


Рис. 2. Генератор RC с Т-образной схемой в цепи отрицательной обратной связи.

КТ - типа П1В.

схемах используется входное или выходное сопротивление усилительного каскада (каскады могут быть различного типа). Величина активного сопротивления меняется в зависимости от управляющего напряжения. Известным недостатком подобного способа является изменение напряжения в выходной цепи управляемого сопротивления, т. е. присутствие паразитной амплитудной модуляции. Но в случае малой частоты управляющего напряжения по сравнению с частотой генератора действие пара-

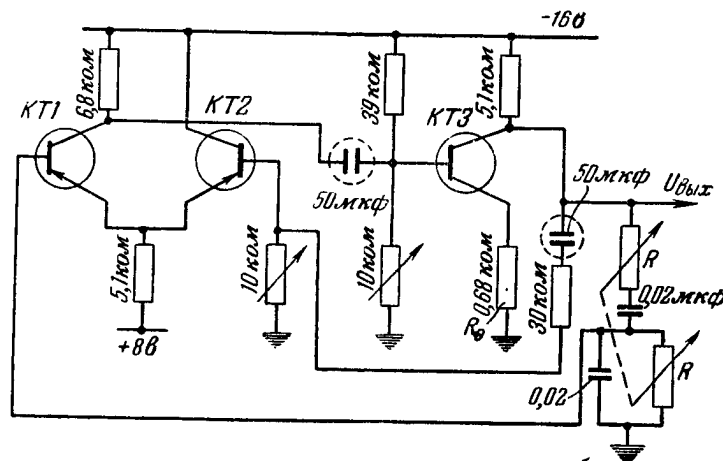


Рис. 3. Генератор RC с частотно зависимой цепью положительной обратной связи.

KT — типа П1А; $R = 18 \text{ ком.}$

зитной амплитудной модуляции незначительно. Поскольку изменение сопротивления здесь основано на изменении параметров электронных ламп, то в каждом конкретном случае необходимо определять величину сопротивления, закон и пределы его изменения. Все эти величины значительно меняются от экземпляра к экземпляру лампы.

При применении управляемых RC -генераторов на полупроводниковых триодах естественно использовать в качестве управляемых активных сопротивлений также полупроводниковые триоды. При этом все устройство получается компактным, долговечным и экономичным. Если иметь в виду только низкочастотные схемы, то величина управляемого сопротивления должна быть достаточно велика (по крайней мере, килоомы и выше), чтобы избежать применения в частотно зависимых RC -цепях обратной связи чрезмерно больших емкостей. Поэтому управляемыми сопротивлениями в данном случае могут быть выходные сопротивления каскадов по схеме с общим эмитером или с общим катодом. При этом могут применяться как точечные, так и плоскостные (типа П2 и П3) триоды. Включение управляемого сопротивления в схему может производиться как непосредственно (рис. 4), так и через трансформатор (рис. 5). При непосред-

ственном включении питание может быть подано через активное сопротивление или дроссель. Сопротивление схемы для входного напряжения ($U_{вх}$) меняется в зависимости от управляющего напряжения ($U_{упр}$). Благодаря шунтирующему действию R_k (Dp_k) величина сопротивления и пределы его изменения сужаются. При включении управляемого сопротивления через трансформатор (такое включение позволяет развязать постоянные потенциалы) необходимо обеспечить достаточно большую величину индуктивности трансформатора. Если управляющее напряжение может изменять знак, то необходимо предусмотреть смещение в его цепи. Естественно, что управляемое сопротивление будет линейным только для достаточно малых величин вход-

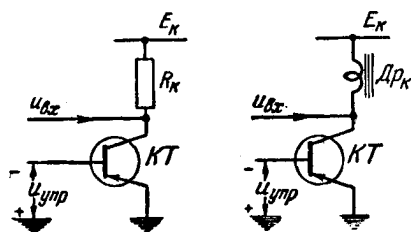


Рис. 4. Непосредственное включение управляемых сопротивлений по схеме с общим эмитером.



Рис. 5. Включение управляемого сопротивления по схеме с общим основанием через трансформатор.

ного напряжения. Так же как и в ламповых схемах, при применении полупроводниковых триодов в качестве управляемых сопротивлений необходимо в каждом конкретном случае определять величину сопротивления и закон его изменения. Во всех трех приведенных схемах RC -генераторов вместо сопротивлений, обозначенных индексом R , были применены управляемые активные сопротивления на кристаллических триодах.

В первом генераторе (рис. 1) применялись экспериментальные точечные триоды типа 86А по схеме с общим основанием; в генераторе, показанном на рис. 2, — плоскостной триод типа П2 по схеме с общим эмитером; в генераторе, показанном на рис. 3, — точечные триоды типа 86А с включением через трансформатор. Во всех трех схемах подбором триодов и шунтирующих сопротивлений можно было получить необходимую частоту выходного напряжения генератора и указанный выше диапазон перекрытия частоты. Работа генераторов при этом ничем не отличалась от работы их с простыми активными сопротивлениями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Э. О. Сааков, Теория и расчет избирательных RC -систем, Госэнергоиздат, 1954.
2. А. Я. Федотов, Кристаллические триоды, Госэнергоиздат, 1955, 334.
3. R. F. Shea, Principles of transistor circuits, New York, 1953.
4. P. G. Sulzer, Low-distortion transistor audio oscillator, Electronics, т. 26, 1953, № 9, стр. 171.

РЕГУЛИРОВАНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ В ПРОЦЕССЕ ОБРАБОТКИ ЦВЕТНОЙ КИНОПЛЕНКИ

*Канд. техн. наук С. А. Левитан, инж. М. Б. Халамейзер
(Центральная киностудия документальных фильмов)*

Введение

Широкое применение в кинопроизводстве цветных многослойных пленок предъявляет особые требования к технологии их обработки.

Одним из основных условий высококачественной обработки пленки является стабильность тепловых режимов технологического процесса. Отклонения температуры от нормы более чем на $\pm 0,2^\circ\text{C}$ по данным отечественных кинопредприятий и зарубежных кинофирм для цветной пленки недопустимы.

Нестабильность температурного режима обработки пленки может не только вызвать нарушение с точки зрения фотографического качества, но и появление сетки (ретикуляция) на слоях желатина.

В СССР на киностудиях и фабриках массовой печати кинофильмов для обеспечения стабильности тепловых режимов при обработке как черно-белой, так и цветной пленки применяется система двухпозиционного регулирования температуры проявляющих растворов, обладающая сравнительной простотой и надежностью в эксплуатации. Однако качество регулирования температуры цветного проявителя с помощью системы двухпозиционного регулирования требует всестороннего исследования.

Результаты теоретического и экспериментального исследования системы двухпозиционного регулирования температуры проявителя даны в первой части настоящей работы.

Во второй части работы исследуется система автоматического регулирования температуры проявителя с изотропным регулятором, обеспечивающая высокую степень стабилизации температурного режима обработки цветной кинопленки.

1. Двухпозиционное автоматическое регулирование температуры проявителя

На рис. 1 дана принципиальная схема автоматического регулирования температуры проявителя.

Действие схемы состоит в следующем: при отклонении температуры проявителя от задания, в зависимости от знака отклонения, в теплообменник, по трубкам которого циркулирует проявитель, подается подогретая или холодная вода, которая приводит температуру проявителя к заданной. Измерительное устройство состоит из электронного автоматического моста типа ЭМД-120 со шкалой 13—23° в комплекте с медным термометром

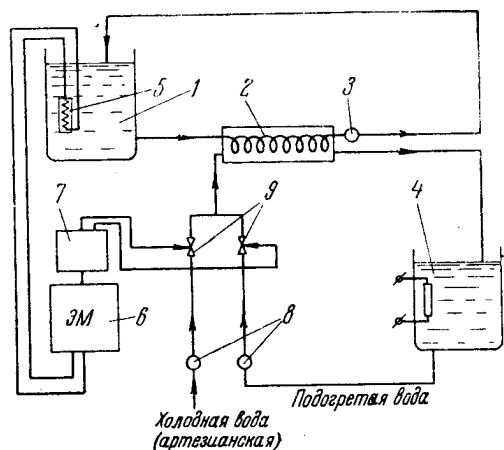


Рис. 1. Схема двухпозиционного регулирования температуры.

1 — проявитель; 2 — теплообменник; 3 — насос циркуляции проявителя; 4 — подогретая вода; 5 — термометр сопротивления ЭТ-Х; 6 — электронный мост ЭМД-120; 7 — двухпозиционный регулятор ДТР-240; 8 — насос теплоносителей; 9 — краны КР-180.

сопротивления типа ЭТ-10. В качестве управляющего элемента использован двухпозиционный регулятор типа ДТР-240, встроенный в электронный мост. Исполнительный орган состоит из двух сочлененных кранов типа КР-180 и серводвигателя ИМ-2/120 (рис. 2).

Структурная схема системы автоматического регулирования и петлевая характеристика регулятора даны на рис. 3а и 3б.

При двухпозиционном регулировании на выходе объекта регулирования возникнут незатухающие автоколебания с амплитудой A , и частотой ω .

В настоящей работе исследуется влияние отдельных факторов на величину амплитуды автоколебаний A_1 и частоту ω , а также определяются оптимальные условия работы двухпозиционного регулятора.

Временная характеристика кинотехнологического объекта регулирования, как правило, имеет большие времена запаздывания и постоянные времени. Частотная характеристика такого

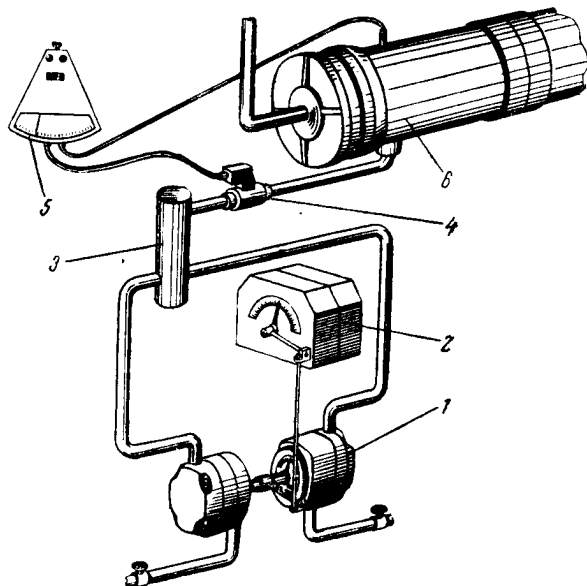


Рис. 2. Смесительно-регулирующий блок.

1 — кран КР-180; 2 — исполнительный механизм ИМ-2/120; 3 — смеситель; 4 — электромагнитный клапан; 5 — термосигнализатор; 6 — теплообменник.

объекта регулирования аналогична частотной характеристике фильтра низких частот.

Это обстоятельство позволяет весьма успешно применить для исследования двухпозиционной системы автоматического регу-

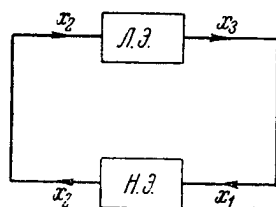


Рис. 3а. Структурная схема системы регулирования.

Л.Э.—линейная часть системы регулирования; Н.Э.—нелинейная часть системы регулирования.

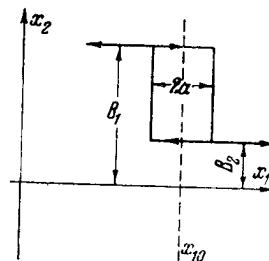


Рис. 3б. Характеристика нелинейного элемента двухпозиционного регулятора с положительной зоной нечувствительности.

x_1 — температура проявителя; x_2 — температура теплоносителя; B_1 — температура подогретой воды; B_2 — температура холодной воды; $2a$ — ширина петли регулятора.

лирования приближенный метод расчета [Л. 1]. Метод гармонического баланса, используемый в настоящей работе, базируется на известной амплитудно-фазовой характеристике линейной части системы автоматического регулирования и коэффициенте усиления нелинейного элемента N .

Методика экспериментального определения амплитудно-фазовой характеристики объектов регулирования с медленно протекающими процессами достаточно полно освещена в литературе [Л. 2].

Пользуясь этой методикой, была снята амплитудно-фазовая характеристика объекта регулирования, которая приведена на рис. 4.

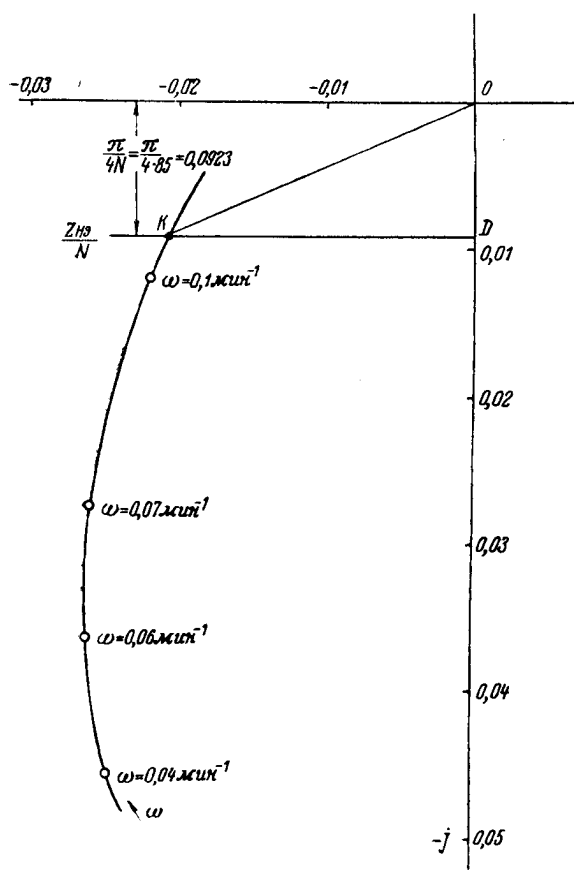


Рис. 4. Определение амплитуды и частоты автоколебаний температуры по методу гармонического баланса при двухпозиционном регулировании.

Для определения относительной амплитуды $\left(\frac{A_1}{a}\right)$ и частоты ω автоколебаний при условии, что доля периода автоколебаний, в течение которого температура теплоносителя равна температуре подогретой воды, равна $\tau_3=0,5$, поступают следующим образом: проводят прямую, параллельную вещественной оси системы координат амплитудно-фазовой характеристики на рас-

стоянии от нее, равно $\frac{\pi}{4N}$; точка пересечения этой прямой с амплитудно-фазовой характеристикой определяет частоту автоколебаний.

Относительная амплитуда $\left(\frac{A_1}{a}\right)$ равна отношению отрезков $\frac{OK}{OD}$ (рис. 4).

Для иллюстрации методики на рис. 4 дан пример расчета при следующих параметрах:

$B_1 = 27^\circ \text{C}$ — температура подогретой воды;

$B_2 = 10^\circ \text{C}$ — температура холодной воды;

$2a = 0,2^\circ \text{C}$ — ширина петли характеристики регулятора;

$$N = \frac{B_1 - B_2}{2a} = \frac{27 - 10}{2 \cdot 0,1} = 85;$$

$$\left(\frac{A_1}{a}\right) = \frac{OK}{OD} = 2,5;$$

$$A_1 = \left(\frac{A_1}{a}\right) \cdot a = 2,5 \cdot 0,1 = 0,25^\circ \text{C};$$

$$\omega = 0,12 \text{ мин}^{-1}.$$

Для тех же параметров регулятора и теплоносителя проведена экспериментальная проверка, которая дала хорошее совпадение с результатами расчета.

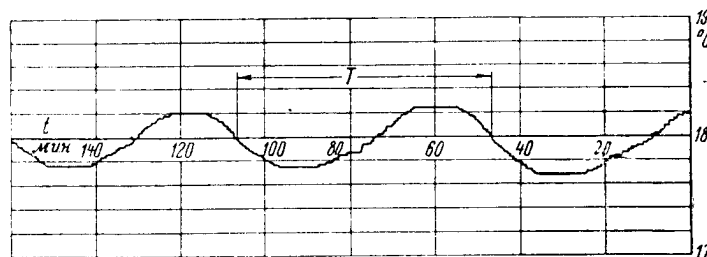


Рис. 5. Кривая изменения температуры проявителя при двухпозиционном регулировании.

$$a = 0,1^\circ \text{C}; T = 60 \text{ мин}; \omega = \frac{2\pi}{T} = 0,105 \text{ мин}^{-1}; 2\Delta t_{\text{макс}} = 0,48^\circ \text{C}.$$

Кривая регулирования для этого случая приведена на рис. 5. Пользуясь вышеизложенной методикой, были рассчитаны и построены кривые амплитуды автоколебаний и частоты в функции коэффициента усиления нелинейного элемента (рис. 6). Анализ этих кривых показывает, что в лучшем случае, т. е. при хорошей стабилизации температуры теплоносителей и давления в трубопроводах системы регулирования, можно получить при $N=170$ амплитуду автоколебаний $\pm 0,2^\circ \text{C}$.

Кривая амплитуды $A_1 = f(N)$ построена для $B_1 - B_2 = 17^\circ \text{C}$; таким образом переменной величиной являлась ширина петли характеристики регулятора $2a$, которая для $N=170$ равна $0,1^\circ \text{C}$.

Уменьшение величины $B_1 - B_2$ хотя бы до $8,5^\circ \text{C}$ даст снижение амплитуды автоколебаний до величины $A_1 = \pm 0,125^\circ \text{C}$ и значительное уменьшение частоты автоколебаний: с $0,25$ до $0,12 \text{ мин}^{-1}$.

Уменьшение таким способом амплитуды автоколебаний нецелесообразно, так как приближение B_1 к B_2 при $\tau_3 = 0,5$ потребо-

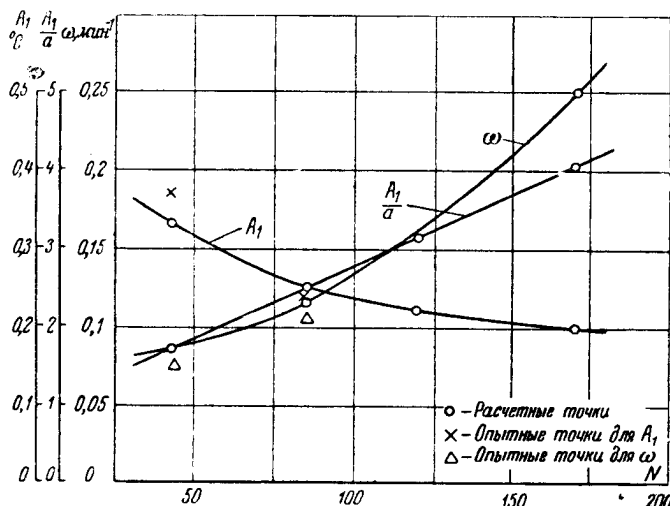


Рис. 6. Кривые двухпозиционного регулирования.

вало бы создания двух источников тепла со стабилизированной температурой, что в реальных условиях весьма затруднительно. Кроме того, период колебания температуры настолько увеличивается, что возникает опасность большого выброса температуры от случайных воздействий, с которыми система регулирования не будет в состоянии справиться из-за потери ее быстродействия.

При отсутствии специальной стабилизации теплоносителя (давления и температуры) амплитуды колебаний температуры проявителя могут значительно превышать значения, указанные на рис. 6.

2. Автоматическое регулирование температуры проявителя с изотропным регулятором

Высокая точность регулирования температуры проявителя в процессе обработки цветной киноплёнки достигается применением вместо двухпозиционного регулятора изотропного, сочетающего в себе пропорциональный и астатический регуляторы.

При этом все остальные звенья, входящие в систему регулирования, остаются без изменения.

Используется изодромный регулятор типа ИР-130, изготовления Центральной лаборатории автоматики Министерства черной металлургии СССР. Регулятор имеет два параметра настройки: «степень неравномерности» и «время удвоения». Изменяя относительное влияние каждой компоненты в воздействии регулятора в целом на регулирующее устройство, можно добиться желаемой по условиям технологии настройки регулятора на процесс.

Известен в литературе [Л. 3—5] ряд методов расчета параметров регулятора. Некоторые авторы исходят из усредненных данных процесса регулирования, другие — из максимального выбега регулируемого параметра и третьи — из условия наилучшего затухания переходного процесса в замкнутой системе автоматического регулирования.

Предлагаемая ниже простая методика расчета параметров регулятора базируется на экспериментально снятой временной характеристике объекта регулирования и на серии расчетных временных характеристик замкнутой системы регулирования.

Кривые рассчитаны в относительных единицах для разных параметров регулятора и объекта регулирования. Определение оптимальных параметров регулятора производится на основании рассмотрения полной картины переходного процесса в замкнутой системе регулирования при единичном возмущении на входе системы.

Поясним способ построения временных характеристик и методику пользования ими. Известно, что многоемкостный объект регулирования в расчетах без большой ошибки может быть заменен одноемкостным объектом с запаздыванием.

В этом случае операторный коэффициент усиления объекта регулирования будет:

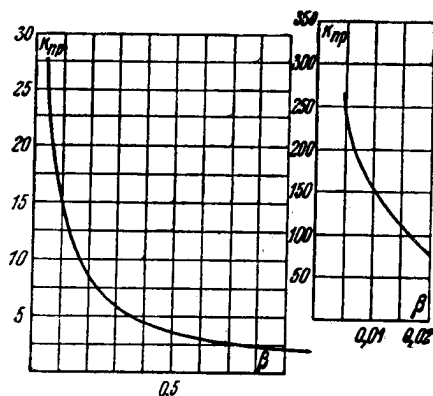
$$\tilde{J}_1^* = \frac{k_1 e^{-\tau p}}{1 + pT}, \quad (1)$$

где k_1 — коэффициент усиления;
 T — постоянная времени;
 τ — время запаздывания;
 p — оператор.

Если пренебречь запаздыванием регулятора и исполнительного устройства по сравнению с запаздыванием и постоянными времени объекта регулирования, а также не учитывать зону не-

* Волнистой чертой сверху обозначено лапласово изображение функции

$$\tilde{x}_1(p) \doteq x_1(t).$$

Рис. 7. Зависимость $k_{np} = f(\beta)$.

чувствительности и нелинейности регулятора, операторный коэффициент усиления регулятора запишется в виде:

$$\tilde{J}_2 = k_2 + \frac{k_3}{p}, \quad (2)$$

где k_2 — коэффициент усиления пропорциональной компоненты регулятора;

k_3 — коэффициенты усиления астатической компоненты регулятора.

Если ввести обозначение $\frac{k_2}{k_3} = \lambda$, выражение (2) примет вид:

$$\tilde{J}_2 = k_2 \left(1 + \frac{\lambda}{p} \right). \quad (3)$$

Коэффициент λ равен скорости перестановки регулятора (обратная величина времени удвоения). Операторная функция на выходе

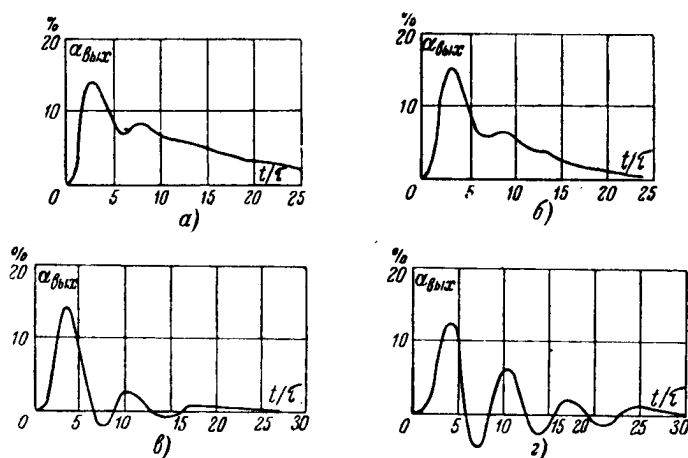


Рис. 8. Кривые изохронного регулирования. $\beta=0,1$; $k_{np}=16,1$.
 а — $\lambda = 0,05$; $\alpha = 14,4\%$; б — $\lambda = 0,1$; $\alpha = 14,4\%$; в — $\lambda = 0,3$; $\alpha = 14\%$;
 г — $\lambda = 0,5$; $\alpha = 13,7\%$.

замкнутой системы регулирования при единичном возмущении на входе будет иметь следующий вид:

$$\tilde{x}_1 = \frac{k_1 e^{-\tau p}}{1 + pT + k \left(1 + \frac{\lambda}{p} \right) e^{-\tau p}} \frac{1}{p}, \quad (4)$$

где $k = k_1 k_2$.

Предельный коэффициент усиления k_{np} , при котором система регулирования находится на границе устойчивости для $\lambda = 0$ (пропорциональное регулирование), зависит только от отношения $\frac{\tau}{T} = \beta$.

Кривая $k_{np} = f(\beta)$ дана на рис. 7. Определение оригинала (4) производилось приближенным методом [Л. 6].

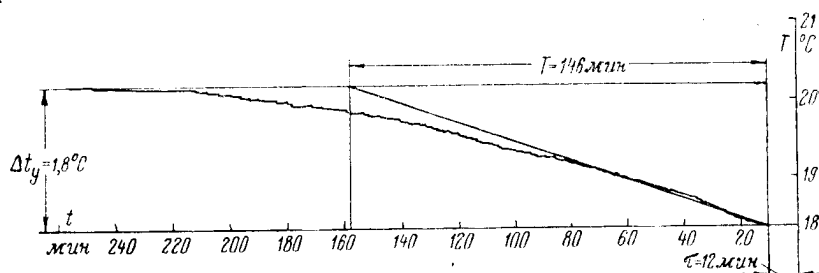


Рис. 9. Временная характеристика объекта регулирования (для осенне-зимнего сезона).

Точкой произведен поворотом вала исполнительного механизма на 15% (18° уставка). Температура горячей воды +30° С; температура холодной воды +2° С; температура воздуха +18° С; $\beta = \frac{\tau}{T} = 0,082$; $k_1 = \frac{\Delta t_y}{18^\circ} = 0,1^\circ \text{ С/град}$; $k_{np} = 16,1$; $\frac{k}{k_{np}} = 0,5$; $k = 0,5 \cdot 16,1 = 8,05$; $\lambda = 0,3$ (рис. 8); $k_2 = \frac{k}{k_1} = 80,5$; $\varphi_{\text{макс}} = 120^\circ$; $P = 13 - 23^\circ \text{ С}$; $\delta = \frac{\varphi_{\text{макс}} \cdot 100\%}{k_2 \cdot P} = 15\%$ (10 по шкале регулятора); $T_{y08} = \frac{\tau}{\lambda} = \frac{12 \cdot 60}{0,3} = 2400 \text{ сек}$ (95 по шкале регулятора).

На рис. 8 для иллюстрации приведены результаты расчета $x_1(t)$ при единичном возмущении на входе системы регулирования и при различных значениях параметра λ .

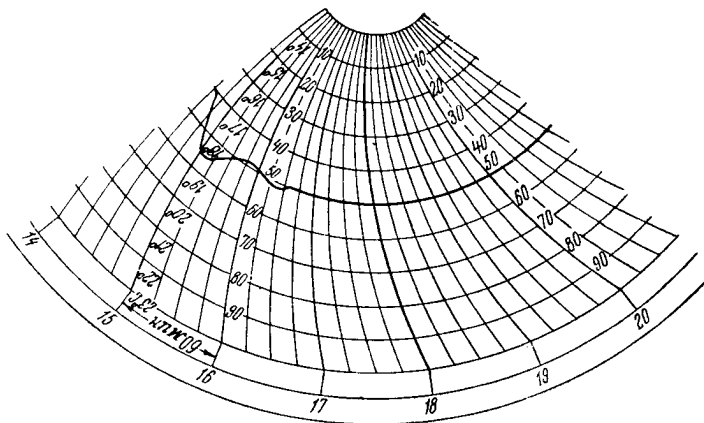


Рис. 10. Изотермное регулирование проявителя.
Регулятор включен после ночного перерыва. Уставка регулятора по шкале $\delta = 10$; $T_{y08} = 95$.

В расчетах принималось $k_1 = 1$, $\tau = 1$, $k = 0,5 k_{np}$.

Кривые рассчитаны для интервала времени от нуля до 25τ .

Перерегулирование $\alpha_{вых}$ определялось как отношение максимального выбега регулируемой величины при наличии регулятора к максимальному выбегу регулируемой величины при отсутствии регулятора. Рекомендуемый порядок расчета параметров регулятора:

Из временной характеристики объекта регулирования определяются β и k_1 , затем из рассчитанных для этого значения β и разных значений k_2 и λ выбирается желаемый характер переходного процесса. Выбранная кривая характеризуется определенными значениями k , λ и α . По значениям k и λ определяются необходимые параметры регулятора. На рис. 9 приведена временная характеристика объекта регулирования и дан весь расчет параметров регулятора. На рис. 10 дана экспериментальная кривая изодромного регулирования температуры проявителя с рассчитанными по разработанной методике параметрами регулятора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Л. С. Гольдфарб, К вопросу о теории вибрационных регуляторов, „Автоматика и телемеханика“, 1948, № 6.
2. И. М. Красов, и П. Т. Баркалов, Определение динамических характеристик объектов и регуляторов с медленно протекающими процессами. Сборник „Автоматизация производственных процессов“, Изд. АН СССР, 1955.
3. J. G. Kun li Chien, J. B. Hrones, Reswick, On the automatic control of generalized passive system, Trans. ASME, т. 74 (2), 1952, стр. 115—185.
4. Е. П. Стефани, Приближенный расчет настройки регуляторов с обратной связью, Известия ВТИ, 1951, № 5.
5. J. G. Ziegler, N. B. Nichols, Optimum settings for automatic control, Trans. ASME, т. 64, стр. 942.
- В. В. Солодовников, О применении трапецеидальных частотных характеристик к анализу качества системы автоматического регулирования, „Автоматика и телемеханика“, 1949, № 5.

ОБ ОДНОЙ ОШИБКЕ, СВЯЗАННОЙ С ЭЛЕКТРОДИНАМИКОЙ ДВИЖУЩИХСЯ СИСТЕМ

Канд. техн. наук, доцент И. В. Лебедев

В XXI сборнике «Труды МЭИ» опубликована статья канд. техн. наук В. М. Вахнина, посвященная движущимся колебательным системам¹. В этой статье сделана попытка показать, что при движении колебательной системы, например двухпроводной линии без потерь, закороченной на обоих концах, в системе устанавливается особый тип стоячей волны, отличный от стоячей волны в «покоящейся» системе.

Основной исходной предпосылкой в статье В. М. Вахнина является преобразование координат типа

$$x = x' - vt, \quad (1)$$

где v — скорость движения системы;

x' — координата в неподвижной системе;

x — координата, связанная с движущейся системой.

Преобразование (1) применяется далее в обычном волновом уравнении в частных производных. После излишне усложненных преобразований В. М. Вахнин накладывает обычное условие резонанса, сводящееся к тому, что вдоль системы между точками короткого замыкания укладывается целое число полуволн. Поле в системе с движущимися точками короткого замыкания при этом оказывается отличным от обычной стоячей волны.

Как утверждает В. М. Вахнин, в подобном случае две волны, бегущие по системе в противоположных направлениях, движутся относительно координатной системы x со скоростями $(c+v)$ и $(c-v)$.

Одного этого вывода достаточно, чтобы показать несостоятельность проведенных рассуждений в случае распространения электромагнитных волн.

Вопрос, рассматриваемый В. М. Вахниным, далеко не нов. Преобразование типа (1), использованное в статье, известно

¹ В. М. Вахнин, Об одной разновидности стоячих волн («движущиеся волны»), Труды МЭИ, вып. XXI (Радиотехника), 1956, стр. 54—57.

как преобразование Галилея и не может быть применено при решении электродинамических задач в движущихся средах. Вместо него должно быть использовано преобразование Лоренца-Эйнштейна, имеющее вид:

$$x = \frac{x' - vt'}{\sqrt{1 - \frac{v^2}{c^2}}}, \quad (2)$$

где c — скорость света в вакууме.

Теорема сложения скоростей с учетом преобразования Лоренца имеет вид:

$$v = \frac{v_1 + v_2}{1 + \frac{v_1 v_2}{c^2}}, \quad (3)$$

где v — относительная скорость двух систем, движущихся со скоростями v_1 и v_2 по отношению к неподвижному наблюдателю.

Нетрудно видеть, что в случае распространения электромагнитной волны в вакууме соотношение (3) приводит к инвариантности скорости света в любой системе координат — положение, лежащее в основе теории относительности и нашедшее беспспорное подтверждение в многочисленных экспериментах, начиная со знаменитого опыта Майкельсона (1881 г.).

На первый взгляд при $\frac{v}{c} \ll 1$ релятивистские поправки теряют свой смысл и, например, преобразование (2) переходит в преобразование Галилея (1). Этого не происходит, однако, с суммированием скорости света и любой конечной скорости v независимо от малости параметра $\frac{v}{c}$. При пренебрежении вели-

чиной $\frac{v}{c}$ по сравнению с единицей (в случае электродинамической системы) ошибка как раз равна эффекту, рассматриваемому В. М. Вахниным. Таким образом, при точном расчете эффект, описываемый В. М. Вахниным, исчезает¹.

Пренебрегая преобразованиями Лоренца-Эйнштейна, В. М. Вахнин получил, по существу, «возможность» обнаружения «абсолютного движения» по отношению к «неподвижному эфиру». Одним из следствий этого было бы, например, что форма стоячих волн и собственная частота вакуумного резонатора, расположенного с севера на юг или с запада на восток, различались бы за счет «эфирного ветра».

Таким образом, все выводы В. М. Вахнина об особом режиме стоячих волн для случая, когда резонатор имеет вакуумное наполнение, противоречат не только математической стороне

¹ Механические колебательные системы здесь не рассматриваются.

теории относительности, но и всеми известным в настоящее время экспериментальным данным.

Следует иметь в виду, что релятивистские соотношения необходимо учитывать и в случае заполнения пространства диэлектриком. «Увеличение» электромагнитной волны при движении диэлектрика, обнаруженное еще в оптических опытах Физо в 1851 г., также требует для своего объяснения учета преобразований Лоренца-Эйнштейна. Различия в скоростях волн, распространяющихся в направлении движения диэлектрика и в противоположном направлении, и как следствие изменение интерференционной картины давно известны и не требуют нового обсуждения.

Никаких явлений, ставящих под сомнение справедливость теории относительности, в настоящее время не обнаружено. Напротив, громадный экспериментальный материал, непрерывно получаемый в самых разнообразных областях естествознания и техники, дает все новые подтверждения справедливости основ теории относительности. Возвращение к концепции «неподвижного эфира» лишено каких бы то ни было оснований.

Если же отвлечься от выдвинутого В. М. Вахниным ошибочного обоснования различия в скоростях волн, распространяющихся по линии в противоположных направлениях, и рассматривать некоторую линию с подобной «анизотропией», то характер **стоячих** волн, естественно, изменяется. По существу стоячая волна в обычном понимании при этом исчезает. Однако этот вывод настолько элементарен, что, по-видимому, он не мог являться целью рассматриваемой статьи.

Выражаю благодарность профессору, доктору физико-математических наук В. А. Фабриканту за подробное обсуждение содержания настоящей заметки.

О ПРИБОРЕ ДЛЯ ДИНАМИЧЕСКИХ ИМПУЛЬСНЫХ ИСПЫТАНИЙ ПРИЕМНО-УСИЛИТЕЛЬНЫХ ЛАМП

Аспирант **В. П. Аксенов**

При динамических импульсных испытаниях приемно-усилительных ламп (ПУЛ) исследуется работа ламп в конкретных импульсных схемах. При таких исследованиях приходится в основном измерять токи $i_s(t)$ электродов и напряжения $u_{э\kappa}(t)$ между электродами и катодом, а также определять величину средней за период T мощности P_s , выделяющейся на любом из электродов лампы. Обращаясь к рассмотрению возможных способов измерения указанных величин, будем учитывать, что в реальных схемах режимы ПУЛ характеризуются такими данными: минимальные длительности импульсов—единицы микросекунд, частоты повторений—от единиц до десятков тысяч герц, амплитуды токов—от десятков миллиампер до единиц ампер, амплитуды напряжений достигают 250—300 в. При этом напряжения и токи электродов могут иметь „нулевые“ составляющие.

1. Измерение $u_{э\kappa}(t)$ и $i_s(t)$

В цепи любого из электродов лампы, работающей в импульсной схеме, может быть сопротивление Z_s нагрузки. В этом случае для определения напряжения $u_{э\kappa}(t) = \varphi_s(t) - \varphi_k(t)$ между данным электродом и катодом лампы (рис. 1) необходимо в любой момент времени из мгновенного значения потенциала $\varphi_s(t)$ вычитать величину потенциала $\varphi_k(t)$. При измерении импульсного тока $i_s(t)$ в цепь электрода включается (как и при статических импульсных испытаниях) сопротивление $R_u \ll |Z_s|$, падение напряжения $u_{is}(t) = \varphi'_s(t) - \varphi_s(t) \approx R_u i_s(t)$ на котором пропорционально измеряемому току. В обоих случаях дело сводится, очевидно, к измерению импульсных напряжений между двумя незаземленными по высокой частоте точками схемы. Существующие измерительные приборы (осциллографы, импульсные вольтметры) не могут быть непосредственно применены для этой цели, так

как имеют лишь один „незаземленный“ входной зажим¹. На практике находят, например, напряжение $u_{эк}(t)$ путем графического вычитания, предварительно получив с помощью осциллографа кривые $\varphi_3(t)$ и $\varphi_k(t)$. Точность таких измерений, особенно при определении $i_3(t)$, низка.

Таким образом, для измерения $u_{эк}(t)$ и $i_3(t)$ необходим специальный прибор — электронный вычитатель, преобразующий разность потенциалов $\varphi_1(t) - \varphi_2(t)$ в напряжение

$$u_{вых}(t) = K [\varphi_1(t) - \varphi_2(t)], \quad (1)$$

измеряемое относительно „земли“ схемы. С выхода вычитателя напряжение $u_{вых}(t)$ может уже подаваться на обычные приборы.

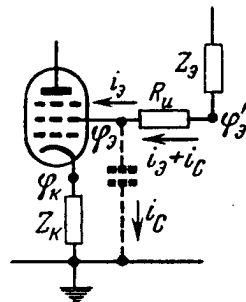


Рис. 1.

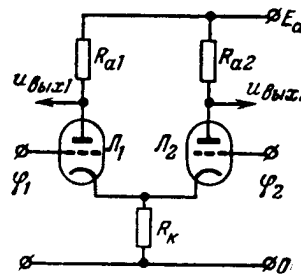


Рис. 2.

Исследования показали, что в качестве подобных вычитателей целесообразно использовать 1) параллельный балансный усилитель; 2) два каскада инвертор-сумматор.

Параллельный балансный усилитель (ПБУ) как вычитатель (дифференциальный усилитель) низкочастотных напряжений известен довольно широко². Ниже показана применимость такой схемы и для вычитания импульсных сигналов.

В схеме ПБУ (рис. 2) выходное напряжение $u_{вых}$ можно получить относительно „земли“ с анода любой из ламп, причем [Л. 1]

$$u_{вых} = K_{диф} (\varphi_1 - \varphi_2) + K_{ур} \frac{\varphi_1 + \varphi_2}{2}, \quad (2)$$

где $K_{диф}$ — дифференциальный коэффициент усиления, по своему смыслу равный коэффициенту K в выражении (1);

$K_{ур}$ — коэффициент усиления по уровню — определяет зависимость $u_{вых}$ от среднего уровня $\varphi_0 = \frac{\varphi_1 + \varphi_2}{2}$ сигналов; только при

¹ Если же подавать, например, измеряемое напряжение прямо на отклоняющие пластины электронно-лучевой трубки осциллографа, то нельзя наблюдать как малые, так и большие сигналы.

² См., например, [Л. 1] и [Л. 2].

$K_{yp} \rightarrow 0$ выходное напряжение будет прямо пропорционально разности входных сигналов.

При большой разности входных напряжений в качестве ламп \mathcal{L}_1 и \mathcal{L}_2 следует использовать наиболее мощные приемно-усилительные триоды, а также лучевые тетроды в триодном соединении. Это обеспечит усиление напряжений $u_{c.к.}$, возникающих между сетками и катодами ламп $u_{c.к.} \approx \pm \frac{\varphi_1 - \varphi_2}{2}$, с наименьшими не-

линейными искажениями¹.

Так как эти лампы имеют небольшой статический коэффициент усиления μ (порядка 10—20), то основная мера снижения K_{yp} — выбор сопротивления R_k большой величины. В практических схемах вместо большого R_k следует включать дополнительную лампу — пентод (лучевой тетрод). Еще большую величину эквивалентного сопротивления $R_{к.э.к.в.}$ в цепи катодов ламп \mathcal{L}_1 и \mathcal{L}_2 можно получить, если использовать в качестве R_k каскадное включение триодов [Л. 2].

На рис. 3 приведена разработанная автором схема ПБУ, в которой за счет вспомогательной лампы \mathcal{L}_4 осуществляется дополнительно стабилизация суммы анодных токов ламп \mathcal{L}_1 и \mathcal{L}_2 . При этом

$$R_{к.э.к.в.} = R_{i3} + R_k (1 + \mu_3 \gamma_1 K_4), \quad (3)$$

где $K_4 \approx \frac{\mu_4 R_{a4}}{R_{i4} + R_{a4}}$, $\gamma_1 = \frac{R_3}{R_2 + R_3}$. Использование в этой схеме еще одной лампы \mathcal{L}_5 позволяет снизить величину K_{yp} дополнительно в $(1 + \gamma_2 K_5)$ раз, где $K_5 \approx \frac{\mu_5 R_0}{R_{i5} + R_0}$, $\gamma_2 \approx 1$.

Обычно в схеме ПБУ применяют однотипные лампы, параметры которых близки ($\mu_1 \approx \mu_2$; $R_{i1} \approx R_{i2}$). Однако пренебрежение разбросом параметров ламп может привести к значительной погрешности, особенно в том случае, когда необходимо получить в такой схеме два противофазных и равных по величине напряжения $u_{вых 1} = -u_{вых 2}$.

¹ Применение в такой схеме лучевых тетродов (пентодов) в их обычном включении затруднено из-за сложности подбора режимов ламп по вторым сеткам одновременно по постоянному току и высокой частоте, так как изменение потенциала катодов ламп \mathcal{L}_1 и \mathcal{L}_2 $\Delta u_k \approx \varphi_0$ в процессе работы может быть значительным.

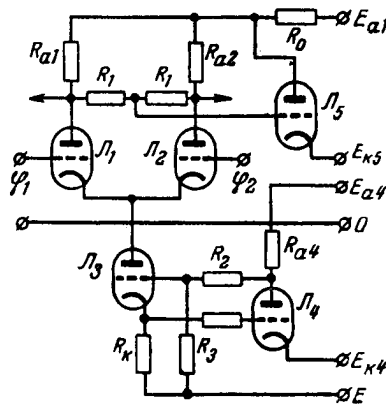


Рис. 3.

Для оценки влияния величин параметров ламп и схемы на точность вычитания удобно ввести понятие относительной погрешности вычитания θ^1 , взяв отношение второго и первого слагаемых зависимости (2). Так, воспользовавшись формулами [Л. 1], найдем, что при получении $u_{\text{вых}}$ с анода L_1 (рис. 2):

$$\theta = - \frac{(\mu_2 - \mu_1) R_k - \mu_1 (R_{i2} + R_{a2})}{(\mu_1 + 2\mu_1\mu_2 + \mu_2) R_k + \mu_1 (R_{i2} + R_{a2})} \frac{\varphi_1 + \varphi_2}{\varphi_1 - \varphi_2}. \quad (4)$$

Расчеты по этой формуле показывают, что из-за разброса параметров ламп (10—20%) погрешность вычитания может быть значительной. Замена ламп L_1 и L_2 на однотипные может привести к изменению величин K_{yp} и, что особенно важно, $K_{\text{оуф}}$. Поэтому необходимо подбирать лампы L_1 и L_2 с таким разбросом параметров, который обеспечивает нужную точность вычитания согласно (4)².

При вычитании сравнительно медленно изменяющихся во времени сигналов и, в частности, напряжений, соответствующих плоским вершинам импульсов, справедливы зависимости:

$$K_{\text{оуф}\infty} = - \frac{\mu R_a}{2(R_i + R_a)}, \quad (5)$$

$$K_{yp\infty} = - \frac{\mu R_a}{R_i + R_a + 2R_k(1 + \mu)}. \quad (6)$$

Остается рассмотреть работу ПБУ на высоких частотах, характеризующих передачу фронтов импульсов³. В нашем случае, когда L_1 и L_2 — триоды, необходимо учитывать влияние всех емкостей: сетка—катод $C_{с.к}$, сетка—анод $C_{с.а}$, анод—катод $C_{а.к}$, анод—„земля“ C_a , катод—„земля“ C_k . Считая, что на входные зажимы ПБУ (рис. 2) подаются мгновенные перепады напряжений, получим⁴:

$$K_{\text{оуф}}(t) = K_{\text{оуф}\infty} (1 - e^{-\frac{t}{R_{ia}C_{\Sigma}}}), \quad (7)$$

¹ Это понятие относительной погрешности θ можно применить к схеме любого вычитателя.

² Заметим, что в схеме рис. 3 дополнительное уменьшение K_{yp} за счет действия лампы L_5 будет наиболее эффективным при близких по величине параметрах ламп L_1 и L_2 .

³ Можно указать, пожалуй, лишь одну работу [Л. 3], в которой ПБУ рассматривается как вычитатель импульсных напряжений, но когда L_1 и L_2 — пентоды.

⁴ При выводе выражений (7) и (8) принималось во внимание, что в любой схеме ПБУ величины емкостей не превышают десятков пикофард и что

$$\frac{C_{с.а}}{2C_{\Sigma}} \ll |K_{\text{оуф}\infty}|, \quad \frac{A}{B} R_a \gg |K_{yp\infty}|.$$

$$K_{yp}(t) = K_{yp\infty} - \frac{A}{B} R_a e^{-\frac{tR_\Sigma}{B}}, \quad (8)$$

где $K_{diff\infty}$ и $K_{yp\infty}$ определяются формулами (5) и (6);

$$R_{ia} = \frac{R_i R_a}{R_i + R_a}; \quad R_\Sigma = R_i + R_a + 2R_k(1 + \mu);$$

$$C_\Sigma = C_a + C_{c.a} + C_{a.k};$$

$$A = \mu R_k C_k - 2R_k [(1 + \mu) C_{c.a} + C_{c.k}] - R_i C_{c.a};$$

$$B = R_i R_a C_\Sigma + R_k (R_i + R_a) (C_k + 2C_{c.k}) + \\ + 2R_k [R_i C_{a.k} + R_a (1 + \mu) (C_a + C_{c.a})].$$

Подставляя (7) и (8) в (2), найдем $u_{вых1}(t)$, а $u_{вых2}(t)$ определится тем же выражением, если изменить знак $K_{diff}(t)$ на обратный.

Анализ полученных уравнений показывает, что из-за значительной (в первые моменты времени) величины $K_{yp}(t)$ в кривых $u_{вых1}(t)$ и $u_{вых2}(t)$ наблюдаются выбросы с амплитудой, примерно равной $\frac{A}{B} R_a \frac{\varphi_1 + \varphi_2}{2}$. Если за счет искусственного увеличения емкостей $C_{c.a}$ и $C_{c.k}$ уменьшить величину $\frac{A}{B}$, то это приведет к увеличению постоянных времени τ в выражениях (7) и (8). Только в том случае, когда в практической схеме ПБУ обеспечены малые величины емкостей C_a и C_k , можно получить совместное уменьшение как $\frac{A}{B}$, так и τ , а следовательно, и относительной погрешности вычитания $\theta(t)$.

Все изложенное выше было подтверждено экспериментально. Исследовалась, в частности, схема рис. 3. Данные и режимы схемы: L_1, L_2, L_3, L_5 — 6П1П; L_4 — 6ЖЗП (все лампы в триодном включении); $R_{a1} = R_{a2} = 2,7 \text{ ком}$; $R_k = 2,1 \text{ ком}$; $R_0 = 1,35 \text{ ком}$; $R_1 = 240 \text{ ком}$; $R_2 = 270 \text{ ком}$; $R_3 = 240 \text{ ком}$; $R_{a4} = 16 \text{ ком}$; $E_{a1} = 450 \text{ в}$; $E_{k5} = 260 \text{ в}$; $E_{a4} = 150 \text{ в}$; $E_{k4} = -90 \text{ в}$; $E = -200 \text{ в}$. Коэффициент усиления по уровню $K_{yp\infty} \approx 0,001$, или 0,1%. Отметим, что включение L_3 тетродом приводит к увеличению $K_{yp\infty}$ до 0,65%. Если исключить из схемы L_4 , то $K_{yp\infty}$ возрастает до 0,7%. Если же исключить только L_5 , то $K_{yp\infty}$ увеличивается с 0,1 до 0,3%. Дифференциальный коэффициент усиления имеет практически неизменную величину $K_{diff\infty} = \mp 2,6$ при изменении разности входных сигналов от 0 до 12 в. При смещении уровня входных сигналов от 0 до 100 в K_{diff} сохраняет свое значение $K_{diff\infty} = \mp 2,6$ с погрешностью не выше 2%. Исследования схемы

на высокой частоте показали, что следует шунтировать сопротивление R_1 емкостями $C_1 = 2 - 5 \text{ нФ}$ ¹, а сопротивление R_2 — емкостью $C_2 = 50 - 100 \text{ нФ}$. В этом случае получается наименьшая величина $K_{ур}(t)$. Тот же эффект дает включение емкости C_2 не параллельно сопротивлению R_2 , а между средней точкой делителя $R_1 - R_1$ и сеткой L_3 . Так, при подаче на оба входа схемы положительного перепада напряжения $\varphi_0 = 100 \text{ в}$ (длительность фронта $t_\phi = 0,05 \text{ мксек}$) кривые $u_{вых1}(t) = u_{вых2}(t)$ представляют собой отрицательные выбросы с амплитудой, не превышающей 8 в (при длительности порядка $0,1 \text{ мксек}$). При подаче же сигналов $\varphi_1 = 50 \text{ в}$ и $\varphi_2 = 45 \text{ в}$ выходные напряжения достигают своего установившегося значения ($\approx 13 \text{ в}$) примерно через $0,1 \text{ мксек}$.

При построении вычитателя по блок-схеме рис. 4 в качестве

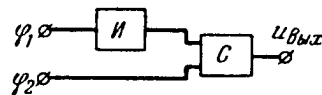


Рис. 4.

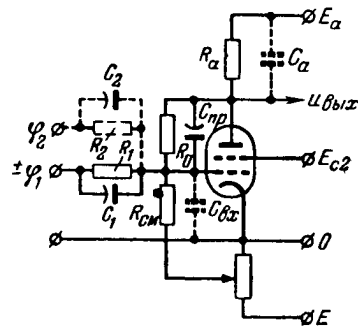


Рис. 5.

инвертора и сумматора следует применять схему усилителя с параллельной отрицательной обратной связью [Л. 4, 5]. В такой схеме (рис. 5) целесообразно использовать пентоды (лучевые тетроды). При этом коэффициент усиления схемы для случая сравнительно низких частот

$$K_{o.c\infty} \approx - \frac{K_{\infty} R_0 R_{CM}}{R_0 (R_1 + R_{CM}) + (1 + K_{\infty}) R_1 R_{CM}}, \quad (9)$$

где $K_{\infty} \approx SR_a$. Воспользовавшись затем методом [Л. 6], найдем, что максимально допустимый сигнал для нашей схемы

$$U_{вх.м} = U_{ск.м} \frac{K_{\infty}}{|K_{o.c}|}. \quad (10)$$

При использовании схемы рис. 5 как инвертора $K_u = K_{o.c} = -1$. Поэтому $U_{вх.м} = U_{ск.м} K_{\infty}$, где $U_{ск.м}$ — максимальный сигнал, усиливаемый лампой при заданной нелинейности. Отсюда следует, что для инвертирования сигналов большой величины необходимо применять лампы с „левыми“ анодно-сеточными характеристиками и увеличивать величину K_{∞} .

При исследовании схемы рис. 5 на высоких частотах необходимо учитывать влияние входной $C_{вх}$, проходной $C_{пр}$ и выход-

¹ При включении емкостей C_1 емкости анод—„земля“ ламп L_1 и L_2 увеличиваются на $2C_1$ каждая.

ной C_a емкостей, а также емкости C_1 . Анализ схемы показывает, что при выполнении условия

$$C_1 \approx C_{np} + \frac{C_{sx}}{K_\infty} \quad (11)$$

сигнал $\varphi_1(t)$ инвертируется с наименьшими линейными искажениями, причем¹

$$K_{o.c}(t) = -(1 - e^{-\frac{t}{\tau_{o.c}}}). \quad (12)$$

Для выполнения (11) приходится в практических схемах увеличивать величину емкости C_1 , что приводит к нежелательному уменьшению входного сопротивления схемы

$$Z_{sx} = Z_1 + \frac{Z_0 Z_{cm}}{Z_0 + Z_{cm}(1 + K_p)}, \quad (13)$$

где

$$Z_1 = \frac{R_1}{1 + pR_1C_1}; \quad Z_0 = \frac{R_0}{1 + pR_0C_{np}}; \quad Z_{cm} = \frac{R_{cm}}{1 + pR_{cm}C_{sx}};$$

$$K_p \approx \frac{K_\infty}{1 + pR_aC_a} \quad (p - \text{оператор}).$$

Постоянная времени $\tau_{o.c}$ в (12) определяется выражением

$$\tau_{o.c} \approx \frac{C_a 2C_{np} + C_{sx}}{S \left(C_{np} + \frac{C_{sx}}{K_\infty} \right)}. \quad (14)$$

Таким образом, для обеспечения малой величины $\tau_{o.c}$ следует применять лампы с возможно меньшей емкостью C_{sx} и большой крутизной S^* ; эти требования противоречивы. Если для уменьшения $\tau_{o.c}$ увеличить C_{np} , то это приведет к увеличению C_1 согласно (11). Изменение величины R_a , а следовательно, и K_∞ в широких пределах практически не сказывается на $\tau_{o.c}$. Однако при чрезмерном увеличении R_a начнется заметный рост $\tau_{o.c}$ за счет уменьшения S (при неизменном E_a).

¹ При выводе (11) и (12) принималось во внимание, что в реальных схемах величины сопротивлений R_1 , R_{cm} , R_0 и R_i много больше R_a и что $K_{o.c\infty} = -1$.

* В идеальном случае при $C_{sx} \rightarrow 0$ $\tau_{o.c} \approx 2 \frac{C_a}{S}$, а при $C_{np} \rightarrow 0$ $\tau_{o.c} = R_a C_a$.

Уместно заметить, что при $R_1 C_1 = R_{cm} C_{sx} = R_0 C_{np}$ $\tau_{o.c} \approx 3 \frac{C_a}{S}$ (если учесть, что в реальных схемах сопротивления R_1 , R_0 , R_{cm} близки по величине).

При использовании схемы рис. 5 для суммирования сигналов $\varphi_2(t)$ и $-\varphi_1(t)$ необходимо подключить к сетке лампы еще одну ветвь $R_2 - C_2$ (показано пунктиром), через которую подается второй из суммируемых сигналов. Коэффициент усиления K_u сумматора в общем случае может быть отличным от единицы. К сумматору предъявляются менее жесткие требования в отношении максимально допустимого входного сигнала, так как напряжение, поступающее на сетку лампы, уже пропорционально разности $\varphi_2(t) - \varphi_1(t)$. В остальном для сумматора будут справедливы отмеченные выше соображения, если при расчетах принимать во внимание влияние дополнительной ветви $R_2 - C_2$ ($R_2 C_2 = R_1 C_1$). Однако при этом надо учесть, что на один из входов сумматора поступает уже инвертированный и, строго говоря, искаженный сигнал $-\varphi_1(t)$, а на другой — сигнал $\varphi_2(t)$, не подвергавшийся преобразованию. Поэтому для снижения величин $K_{up}(t)$ и $\theta(t)$ ¹ необходимо „пропустить“ сигнал $\varphi_2(t)$ через интегрирующую цепочку $R - C$, имеющую постоянную времени $\tau = RC = \tau_{o.c}$, после чего сигнал поступает уже на вход сумматора.

Экспериментально исследовались схемы описанных выше инвертора и сумматора при применении в схеме рис. 5 ламп 6Ж3П, 6Ж10П, 6П1П, 6ПЗС, ГУ-50.

Наилучшие результаты в схеме инвертора были получены при использовании лампы ГУ-50. Данные и режимы схемы: $R_a = 2,5 \text{ ком}$; $R_0 = 470 \text{ ком}$; $R_1 = 360 \text{ ком}$; $R_{cm} = 360 \text{ ком}$; $E_a = 450 \text{ в}$; $E_{c2} = 250 \text{ в}$; $E = -350 \text{ в}$; C_1 и C_{np} — подстроечные конденсаторы емкостью $2 - 7 \text{ нф}$. При изменении входного сигнала от 0 до 160 в $K_u = K_{o.c\infty} = -1$ с погрешностью $< 0,5\%$. При подаче на вход схемы перепада напряжения с амплитудой 150 в (длительность фронта $0,05 \text{ мсек}$) выходное напряжение достигает установившегося значения примерно через $0,1 \text{ мсек}$. Уменьшение величины емкости C_1 приводит к резкому увеличению постоянной времени $\tau_{o.c}$, а при увеличении этой емкости в кривой $u_{вых}(t)$ наблюдается значительный выброс.

Удовлетворительные данные получены также от схемы сумматора при применении лампы 6П1П.

В заключение укажем, что при использовании схем ПБУ и пары каскадов инвертор — сумматор (И — С) для измерения напряжений $u_{эк}(t)$ и токов $i_{э}(t)$ электродов ламп необходимо предварительно ослаблять в $2 - 3$ раза (при максимальной величине среднего уровня φ_0 в $200 - 300 \text{ в}$) оба входных сигнала.

ПБУ целесообразно применять при измерении токов, а пару И — С при измерении напряжений электродов ламп.

¹ Очевидно, что в данном случае имеет смысл говорить о $K_{up}(t)$ и $\theta(t)$ применительно к схеме рис. 4 в целом.

2. Измерение $P_{\text{э}}$

Величина мощности $P_{\text{э}}$, выделяющейся на электроде лампы, может быть записана:

$$P_{\text{э}} = P_{\text{эл}} + \alpha P_{\text{н}} + \sum \beta_j P_{\text{эл}j}, \quad (15)$$

где $P_{\text{эл}}$ — среднее значение электрической мощности электрода; $\alpha P_{\text{н}}$ — доля мощности $P_{\text{н}}$ накала и $\beta_j P_{\text{эл}j}$ — доля электрической мощности $P_{\text{эл}j}$ j -го электрода, поглощенные поверхностью данного электрода. Так как коэффициенты α и β_j можно считать постоянными величинами [Л. 7, 8], то нахождение $P_{\text{э}}$ сводится к определению $P_{\text{эл}j}$.

Среднее за период значение электрической мощности

$$P_{\text{эл}} = \frac{1}{T} \int_0^T u_{\text{эк}}(t) i_{\text{э}}(t) dt. \quad (16)$$

Приборов, позволяющих вычислять интеграл (16), практически нет. До настоящего времени исследователи применяют ряд частных или косвенных методов, измеряя в одних случаях $P_{\text{э}}$ [Л. 8 и 9], а в других $P_{\text{эл}}$. Так, для нахождения $P_{\text{эл}}$ получают в определенном масштабе кривые $u_{\text{эк}}(t)$ и $i_{\text{э}}(t)$; перемножая их по ординатам, строят кривую мгновенной мощности $p(t)$, после чего графически интегрируют за период и, наконец, определяют $P_{\text{эл}}$. Прибегают также к аппроксимации найденных кривых $u_{\text{эк}}(t)$ и $i_{\text{э}}(t)$ приближенными зависимостями (полуволной синусоиды, треугольником, прямоугольником), вычисляя затем интеграл (16). Для случая прямоугольных импульсов (рис. 6)

$$P_{\text{эл}} = \frac{t_u}{T} U_{\text{м}} I_{\text{б}} + \frac{T - t_u}{T} U_{\text{б}} I_{\text{м}}^*. \quad (17)$$

Основная трудность при измерении $P_{\text{эл}}$ схемным путем заключается в перемножении мгновенных значений $u_{\text{эк}}(t)$ и $u_{\text{из}}(t) \equiv i_{\text{э}}(t)$. Так как компенсационные перемножители не могут быть использованы для перемножения высокочастотных сигналов, то исследовалась возможность применения для этой цели различных схем параметрических перемножителей. Установлено, что для нашего случая наиболее пригодны косвенные способы перемножения, основанные на использовании известных алгебраических соотношений. Другие схемы [Л. 10 — 16] не годятся, так как либо являются более низкочастотными, либо не допускают перемножения знакопеременных сигналов, либо не могут работать с боль-

* Измерение $P_{\text{эл}}$ при статических импульсных испытаниях ПУЛ является частным случаем этого примера.

шими входными напряжениями, или крайне сложны в своем осуществлении. При использовании косвенных способов перемножения наименьшая амплитудная погрешность получается при применении зависимости

$$u_{\text{эк}} u_{i\text{э}} = \frac{1}{4} [(u_{\text{эк}} + u_{i\text{э}})^2 - (u_{\text{эк}} - u_{i\text{э}})^2]. \quad (18)$$

Блок-схема измерителя мощности $P_{\text{эл}}$ изображена на рис. 7, где B , C и $K\mathcal{B}$ — соответственно вычитатели, сумматор и квадраторы. Под квадратором здесь понимается элемент схемы, выходное напряжение которого пропорционально квадрату напряжения, поступающего на его вход. Выходной прибор P интегрирует за период T и одновременно вычитает напряжения,

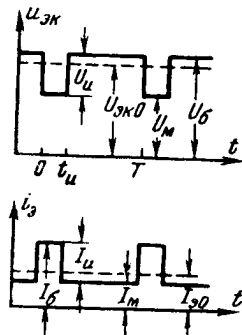


Рис. 6.

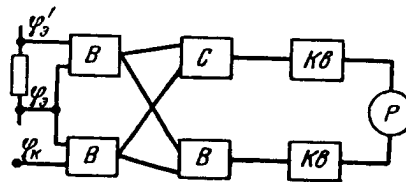


Рис. 7.

поступающие с выходов квадраторов, т. е. на выходе схемы получаем величину

$$P_{\text{эл}} = \frac{1}{T} \int_0^T [u_{\text{эк}}(t) + u_{i\text{э}}(t)]^2 dt - \frac{1}{T} \int_0^T [u_{\text{эк}}(t) - u_{i\text{э}}(t)]^2 dt, \quad (19)$$

совпадающую с (16), если учесть, что $u_{i\text{э}}(t) \equiv i_{\text{э}}(t)$.

Уместно отметить, что при измерении $P_{\text{эл}}$ согласно (19) можно обойтись и одним квадратором, если использовать два синхронно работающих электронных коммутатора, а используя соотношение

$$u_{\text{эк}} u_{i\text{э}} = \frac{1}{2} [(u_{\text{эк}} + u_{i\text{э}})^2 - (u_{\text{эк}}^2 + u_{i\text{э}}^2)],$$

можно построить схемы измерителя $P_{\text{эл}}$ без предварительного преобразования $u_{\text{эк}}(t)$ и $i_{\text{э}}(t)$ в напряжения, измеряемые относительно „земли“. В этом случае нужны лишь сумматоры. Однако такая схема, имея лучшую частотную характеристику, чем схема рис. 7, дает большую амплитудную погрешность.

Легко показать, что для уменьшения амплитудной погрешности желательно иметь:

$$|u_{\text{эк}}(t)| \approx |u_{i\text{э}}(t)|. \quad (20)$$

При сложной форме кривых $u_{эк}(t)$ и $i_{э}(t)$ обеспечить условие (20) не удастся. Однако, разделяя переменные $u_{эк\sim}$, $i_{э\sim}$ и постоянные составляющие $U_{эк0}$, $I_{э0}$, мы можем добиться если не соблюдения условия (20), то равенства максимальных значений перемножаемых напряжений. Но это приводит нас к раздельному измерению мощности P_0 постоянных и мощности P_{\sim} переменных составляющих $u_{эк}(t)$ и $i_{э}(t)$, т. е.

$$P_{эл} = P_0 + P_{\sim} = U_{эк0} I_{э0} + \frac{1}{T} \int_0^T u_{эк\sim} i_{э\sim} dt. \quad (21)$$

При одновременном существовании напряжения и тока электрода испытуемой лампы обе эти величины имеют один и тот же знак¹. Однако в схеме рис. 7 необходимо обеспечить возведение в квадрат знакопеременных величин $u_{эк}(t) \pm i_{э}(t)$ (при измерении как $P_{эл}$ в целом, так и P_{\sim}). Для этого можно применить двусторонние квадраторы, выходное напряжение которых пропорционально квадрату входного напряжения независимо от знака последнего, или обеспечить путем усложнения схемы подачу на входы квадраторов сигналов только одного знака.

Рассмотрим вопрос о погрешностях схемы рис. 7 за счет переходных процессов. Пусть постоянные времена всех вычитателей τ_{δ} и сумматора τ_{ϵ} одинаковы, т. е. $\tau_{\delta} = \tau_{\epsilon} = \tau$. Пусть также кривые $u_{эк}(t)$ и $i_{э}(t)$ имеют прямоугольную форму (рис. 6). Расчет приводит к следующим формулам², определяющим величины погрешности ϵ и „истинного“ значения мощности P_{\sim} :

$$\epsilon = \frac{\tau_{эк\delta}}{t_u Q} U_u I_u, \quad (22)$$

$$P_{\sim} = -\frac{Q-1}{Q^2} U_u I_u, \quad (23)$$

где $\tau_{эк\delta} \approx 2\tau$, $Q = \frac{T}{t_u}$ — скважность импульсов. Выражения (22) и (23) справедливы (с переменой знаков) и в том случае, когда ток $i_{э\sim}$ и напряжение $u_{эк\sim}$ имеют одинаковые полярности. Относительная погрешность Δ найдется:

$$\Delta = \frac{\epsilon}{P_{\sim}} = -\frac{\tau_{эк\delta} Q}{t_u (Q-1)}. \quad (24)$$

Из (22) и (24) следует, что для снижения погрешности за счет переходных процессов необходимо обеспечить малые величины

¹ Влияние диатронного эффекта мы не учитываем.

² При выводе зависимости (22) принималось, что $e^{-\frac{t_u}{\tau}} \ll 1$.

постоянных времени τ_s и τ_c по сравнению с длительностью импульса t_u . Изменение скважности от $Q=2$ до $Q \rightarrow \infty$ уменьшает относительную погрешность только в 2 раза.¹

В качестве квадраторов для нашего случая целесообразно использовать лампы, имеющие параболические участки анодно-сеточных характеристик, или квадраторы на диодах. Применение электронных ламп 6ПЗС, 6Н5С и др. для указанной цели уже описано в [Л. 9]. Из известных схем квадраторов на диодах квад-

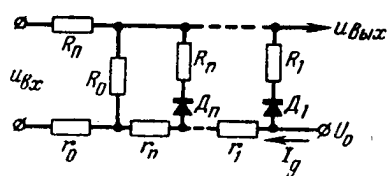


Рис. 8.

ратичный аппроксиматор, описанный в [Л.16], может обеспечить возведение в квадрат наиболее высокочастотных напряжений. Ниже изложены соображения о применении такой схемы в нашем случае.

Квадратичную параболу, подлежащую аппроксимации, следует разбивать на участки, идя от максимального значения аргумента $U_{вх} = U_{вх0}$. Участки аппроксимации надлежит выбирать так, чтобы на каждом отрезке погрешность обоих знаков составляла определенную долю δ от максимального значения $U_{вх}$ на этом же участке; это обеспечит наименьшую относительную погрешность при минимальном числе диодов. Для такого разбиения справедливо формулы (m —номер участка)

$$U_{вх.m} = \frac{1 + \delta - 2\sqrt{2\delta}}{1 - \delta} U_{вх.m-1}, \quad (25)$$

$$U_{вх.m} = N(1 - \delta) U_{вх.m}^2, \quad (26)$$

$$N \leq \frac{R_n}{(1 - \delta)(R_n + R_0)(U_{вх0} + U_{вх1})}. \quad (27)$$

При использовании в схеме полупроводниковых точечных диодов (что желательно, в частности, из-за малых паразитных емкостей) следует включать сопротивление R_0 (рис. 8), величина которого должна быть меньше, чем общее обратное сопротивление всех параллельно включенных диодов. Возможно применение в такой схеме и электронных диодов, имеющих малые емкости анод — катод и катод — подогреватель (например 6Д6А); в этом случае необходимость в сопротивлении R_0 отпадает.

Так как сопротивления $R_n, R_0, R_1, \dots, R_n$ невелики, то подобные квадраторы потребляют значительный ток (порядка нескольких миллиампер) от источника входного сигнала. Поэтому следует подавать сигнал на такую схему через катодный повторитель. При расчете схемы необходимо учитывать влияние вход-

¹ Так, при $t_u = 1$ мксек, $\tau_s = \tau_c = 0,05$ мксек $\Delta = -0,2$ (при $Q=2$) и $\Delta = -0,1$ (при $Q=100$).

ного сопротивления квадратора на коэффициент усиления катодного повторителя, которое по мере роста сигнала увеличивается от R_n до $R_n + R_0$.

Схема рис. 8 квадратирует только положительные сигналы. При изменении полярности опорного напряжения U_0 и обратном включении диодов та же схема будет работать с отрицательными сигналами¹. Из комбинации таких двух схем получится схема двустороннего квадратора.

Экспериментально проверялась работа квадраторов как на постоянном токе, так и при подаче импульсных сигналов. Так, при использовании в схеме рис. 8 шести полупроводниковых диодов типа 324 (аналогичны диодам ДГ-Ц) получено квадратирование сигналов с амплитудой $U_{вх0} = 80$ в. Относительная погрешность по постоянному току не превышает 2%, а при подаче прямоугольных импульсов длительностью $t_{и} = 1$ мксек (частота повторения 10 кГц) длительности фронтов выходного напряжения $t_{ф} \approx 0,1$ мксек. Данные схемы: $R_n = 3$ ком; $R_0 = 12$ ком; $N = 4,75 \cdot 10^{-3}$; $R_1 = 4,3$ ком; $R_2 = 3$ ком; $R_3 = 1,5$ ком; $R_4 = 1,2$ ком; $R_5 = 0,6$ ком; $R_6 = 0$; $r_0 = 240$ ом; $r_1 = 71$ ом; $r_2 = 29$ ом; $r_3 = 11$ ом; $r_4 = 5$ ом; $r_5 = 2$ ом; $r_6 = 0$; ток делителя $I_{\eta} = 100$ ма; входное напряжение подавалось через катодный повторитель на лампе 6ПЗС, $R_k = 2$ ком. Сопротивление R_n шунтировано небольшой емкостью.

Итак, можно заключить, что при построении измерителя мощности $P_{э.д.}$ по блок-схеме рис. 7 погрешность по высокой частоте определяется главным образом вычитателями и сумматорами, а не квадраторами. Применение описанных выше сумматора и вычитателей позволяет обеспечить наименьшую величину частотной погрешности Δ . В качестве квадраторов в такой схеме могут быть использованы как лампы с параболическими характеристиками, так и квадратичные аппроксиматоры; в последнем случае допускаются большие входные сигналы. При раздельном измерении P_0 и P_{\sim} можно уменьшить величину амплитудной погрешности.

Выводы

1. Возможно создание прибора для измерения напряжений $u_{э.к.}(t)$, токов $i_{э.}(t)$ и токораспределения, а также среднего за период значения электрической мощности $P_{э.д.}$, выделяющейся на электродах приемно-усилительных ламп, работающих в динамических импульсных режимах.

При указанных выше параметрах импульсов прибор позволит измерять $u_{э.к.}(t)$ и $i_{э.}(t)$ с погрешностью на более $5-10\%$, а $P_{э.д.}$ — с погрешностью порядка $10-20\%$. Такие погрешности вполне

¹ Эта схема наиболее пригодна, когда D_1, \dots, D_n — электронные диоды.

допустимы для большинства измерений в лабораторной практике заводов и НИИ электровакуумной промышленности.

2. Для создания прибора, обладающего лучшими характеристиками (меньшая погрешность, работа с более короткими импульсами), требуются поиски в основном новых способов переключения двух высокочастотных напряжений.

Автор выражает глубокую благодарность доценту Ю. Д. Рагозину, под руководством которого выполнялась настоящая работа.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. П. Аксенов, Параллельные балансные усилители напряжения с гальванической связью, Учебное пособие, МЭИ, 1956.
2. G. Klein, Rejection factor of difference amplifiers, Philips Research Reports, т. 10, 1955, № 4.
3. Ю. К. Барсуков, Дифференциальный усилитель с катодной связью в импульсном режиме, ЖТФ, 1955, № 8.
4. «Генерирование электрических колебаний специальной формы», «Советское радио», 1951.
5. Г. Корн, Т. Корн, Электронные моделирующие устройства, ИЛ, 1955.
6. Ю. Д. Рагозин, Свойства параллельной отрицательной обратной связи по напряжению, Труды МЭИ, вып. XVIII, 1956.
7. Б. М. Царев, Расчет и конструирование электронных ламп, ГЭИ, 1952.
8. В. Я. Кунин, М. О. Рацун, Определение теплового режима управляющей сетки лампы по ее току эмиссии, измеренному импульсным методом, «Радиотехника и электроника», 1956, № 3.
9. S. F. Love, Plate dissipation measurements in pulse circuits, Electronics and Communications, т. 3, 1955, № 1.
10. Ю. Д. Рагозин, Электронные логометры, диссертация, МЭИ, 1950.
11. К. Э. Эрглис, Электронный схемный перемножитель мгновенных значений двух знакопеременных напряжений, диссертация МЭИ, 1950.
12. К. П. Орнатский, Исследование различных схем электронных ламповых ваттметров. Сборник трудов института электротехники АН УССР, вып. 6, 1951.
13. Е. М. Душин, Исследование электроннолампового ваттметра с использованием экспоненциальных характеристик электронных ламп, диссертация, ЛЭТИ, 1954.
14. И. П. Степаненко, Специальное использование электронных ламп в автоматике и приборостроении, успехи электровакуумной техники, ГЭИ, 1956.
15. M. J. O. Strutt, S. F. Sun, Leistungsmessung und Leistungsregulierung in Mehrphasennetzen mittels Halbleitern, Archiv für Elektrotechnik, т. 42, 1956, № 3.
16. Я. В. Новосельцев, В. Б. Смоллов, Г. И. Тахванов, Электронные функциональные преобразователи как средство умножения напряжения, «Электричество», 1954, № 9.

ЭЛЕКТРОСВАРКА СТЕКЛЯННЫХ ДЕТАЛЕЙ

Аспирант В. А. Чижов

Введение

В настоящее время операции сварки стеклянных деталей в отечественной электровакуумной промышленности выполняются газовым пламенем с воздушным или кислородным дутьем. При изготовлении некоторых электровакуумных приборов (электронно-лучевых трубок) операции сварки стекла занимают значительное время в общем процессе производства. Стоимость стекла, идущего на изготовление колбы, составляет значительную часть общей стоимости прибора. Поэтому вопрос снижения брака и повышения производительности труда на этой операции является весьма существенным. Переход к массовому производству крупных электронно-лучевых трубок заставил особенно остро ощутить недостатки обычного огневого метода сварки, которые ограничивают скорость операции, ее качество, не допускают возможности объективного управления самим процессом сварки.

Дальнейшее улучшение технологии огневой сварки без сомнения возможно, но гораздо большие перспективы открывает в этом отношении применение иного метода разогрева стекла под сварку — разогрева за счет преобразования в самом объеме стекла электрической энергии в тепловую.

В зарубежной литературе за последнее десятилетие был опубликован ряд статей [Л. 1—5], в которых сообщалось о применении электронагрева в промышленном производстве сварных стеклянных изделий. В указанных работах использовался один и тот же принцип электронагрева: края свариваемых деталей разогреваются каким-либо способом до температуры, при которой удельное сопротивление стекла падает до величины порядка $1 \cdot 10^4 \text{ ом} \cdot \text{см}$; затем к разогретому пояску стекла подводится соответствующее напряжение, под действием которого в стекле протекает ток, поднимающий температуру последнего до нужной величины.

Отсутствие в указанных статьях конкретных технологических характеристик оборудования для электросварки стекла побудило провести работу по исследованию этого метода сварки.

Сварка газовым пламенем

Нагрев газовым пламенем является поверхностным нагревом. Распределение температуры в теле полностью определяется его теплоемкостью c , теплопроводностью λ и теплообменом с окружающей средой. c и λ стекла зависят от его состава и являются функциями температуры. Теплообмен с окружающей средой происходит за счет излучения и конвекции и в общем случае тепловые потери с единицы поверхности определяются формулой

$$q = \alpha_t (t_{нов} - t_{ср}), \quad (1)$$

где коэффициент теплоотдачи $\alpha_t = \alpha_{изл} + \gamma_{конв}$ также является функцией температуры. Имеющиеся в литературе [Л. 6—10] данные по температурным зависимостям c , λ , α_t стекла у различных авторов расходятся и не охватывают всего температурного диапазона, в котором ведется сварка (600—1 000° С), что затрудняет проведение точного расчета. Для практической оценки распределения температуры в нагреваемом под сварку полом цилиндра достаточно рассмотреть процесс распространения тепла в неограниченной пластине и полуограниченном стержне без боковой изоляции. Действительно, можно показать [Л. 8—11], что при некоторых условиях без большой погрешности (не более единиц процентов) для расчета теплопередачи стенку трубы можно заменить плоской стенкой. В случае стационарного режима при отношении наружного диаметра трубы к внутреннему, равном 1,5, ошибка по сравнению с расчетом по точной формуле составит всего лишь 1,2%. В практике сварки колб электронно-лучевых трубок указанное отношение никогда не превышает 1,2.

Сопротивление стекла резким изменениям температуры зависит в значительной степени от трех факторов: коэффициента расширения α , прочности на разрыв P , модуля упругости E . При внезапном одностороннем нагреве стеклянной пластинки длиной l в ней возникнут упругие усилия на единицу длины:

$$\frac{1}{2} \frac{\Delta t}{l} E = \frac{1}{2} E \alpha \Delta t. \quad (2)$$

Если P — прочность стекла на разрыв, то допустимый перепад температур поверхностей пластинки определится выражением

$$\Delta t = \frac{2P}{E\alpha}. \quad (3)$$

Приняв $P = 3 \text{ кг/мм}^2$ и $E = 7\,000 \text{ кг/мм}^2$, получим для стекла 3С-5К $\Delta t = 175^\circ \text{С}$, стекла 713 $\Delta t = 97,5^\circ \text{С}$, стекла С-88-13 $\Delta t = 96^\circ \text{С}$. Термическая стойкость, определенная опытным путем, для тех же стекол составляет соответственно 180, 135 и 125°С .

Проведенная с помощью формулы (3) оценка допустимого перепада температур не может претендовать на точность, но она позволяет определить порядок величины.

Величина градиента температуры и соответственно напряжений по толщине стеклянной стенки зависит от скорости нагрева или охлаждения. Расчет показывает, что допустимая скорость (с точки зрения допустимых напряжений) двустороннего симметричного нагрева или охлаждения в 4 раза больше по сравнению с односторонним. Разница температур в середине стенки и на ее поверхности не превышает в первом случае 6%. Следовательно, оптимальным режимом разогрева краев деталей под сварку является двусторонний симметричный нагрев стенки либо нагрев строго с ее торца. Выполнение этого условия при газовом нагреве целиком определяется опытом оператора-сварщика и осложняется при сварке толстостенных деталей и деталей, отступающих по форме от цилиндра, ибо в этом случае локализовать зону нагрева весьма затруднительно.

Высококачественное повторение операции также полностью определяется опытом сварщика, так как каждый раз надо вновь производить подстройку огней горелок и регулировать скорость нагрева.

Особенности электронагрева стекла

Возможность электронагрева стекла вытекает из его физических свойств, которые характеризуются диэлектрической проницаемостью ϵ , удельной электропроводностью g , тангенсом угла диэлектрических потерь $\operatorname{tg} \delta$.

Все указанные параметры тесно взаимосвязаны, ибо реакция стекла, помещенного в электрическое поле, проявляется в виде его поляризации и возникновения токов проводимости и как следствие этих двух факторов в повышении температуры. В настоящее время имеется много экспериментальных и теоретических работ по изучению этих параметров и влияния на них химического состава, частоты приложенного поля и температуры стекла. Однако электрические свойства стекла при высоких температурах, которые являются наиболее существенными при рассмотрении вопроса электронагрева, изучены недостаточно. Поэтому было проведено соответствующее исследование ряда электровакуумных стекол в диапазоне 20—700°С. Электрические свойства стекла можно характеризовать параметрами эквивалентной схемы, состоящей из параллельного соединения емкости и проводимости, т. е. ее можно характеризовать удельными проводимостями: активной γ и реактивной β .

Диэлектрическую проницаемость стекла ϵ можно представить в виде комплексной величины [Л. 12], учитывающей как поляризацию, так и проводимость:

$$\epsilon = \epsilon_1 - j\epsilon_2. \quad (4)$$

Тогда элементы параллельной схемы замещения запишутся как:

$$\gamma = 2\pi f \epsilon_0 \epsilon_2,$$

$$\beta = 2\pi f \epsilon_0 \epsilon_1.$$

Интересующая нас удельная активная мощность, выделяемая в стекле, помещенном в электрическом поле, определяется формулой

$$P = 2\pi f \varepsilon_0 \varepsilon_2 E^2 = \gamma E^2. \quad (5)$$

Величина γ обуславливается как поляризацией, так и свободным движением ионов, т. е. токами сквозной проводимости,

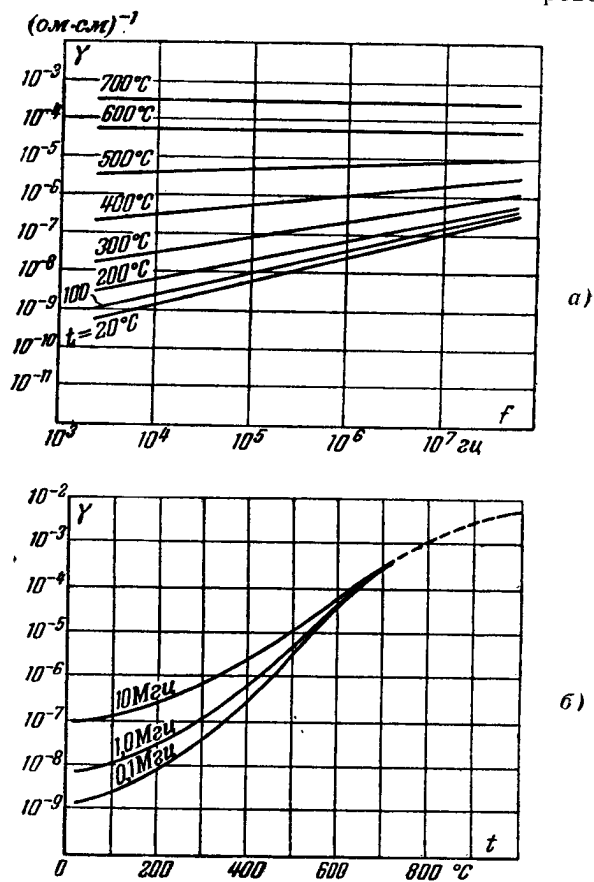


Рис. 1.

и зависит от температуры стекла и частоты поля. Характер этих зависимостей по результатам исследования одного из электровакуумных стекол (ЗС-5К) представлен на рис. 1, а и б. Анализируя полученные кривые, можно заметить, что зависимость потерь от частоты с ростом температуры уменьшается и при 700°C практически исчезает в пределах погрешностей опыта. Подсчет реактивной составляющей проводимости β показывает, что с повышением температуры она стремится к величине, которой можно пренебречь по сравнению с активной составляющей уже при

600° С. Таким образом, при высоких температурах выделение мощности в стекле, помещенном в электрическое поле, целиком обуславливается токами сквозной проводимости, и изменение частоты поля на эффективность нагрева существенного влияния оказывать не должно.

Приняв теплоемкость стекла независимой от температуры и равной $0,2 \text{ кал/см}^3 \text{ } ^\circ\text{С}$, получим, что для повышения температуры 1 см^3 стекла на 50°С при условии пренебрежения тепловыми потерями требуется 100 вт мощности. Приняв далее, что в пределах увеличения температуры на 50°С от начальной ($t_{нач}$) электропроводность стекла не меняется, составим таблицу требуемой напряженности поля для выделения в 1 см^3 стекла 100 вт .

$t_{нач}, ^\circ \text{С}$	$E, \text{ в/см}, \text{ при}$ $f = 0,1 \text{ Мгц}$	$E, \text{ в/см}, \text{ при}$ $f = 1 \text{ Мгц}$	$E, \text{ в/см}, \text{ при}$ $f = 10 \text{ Мгц}$
20	$2,36 \cdot 10^5$	$8,45 \cdot 10^4$	$3,0 \cdot 10^4$
100	$1,86 \cdot 10^5$	$6,9 \cdot 10^4$	$2,58 \cdot 10^4$
200	$1,15 \cdot 10^5$	$5,0 \cdot 10^4$	$2,0 \cdot 10^4$
300	$5,12 \cdot 10^4$	$2,0 \cdot 10^4$	$1,23 \cdot 10^4$
400	$1,58 \cdot 10^4$	$1,0 \cdot 10^4$	$6,3 \cdot 10^3$
500	$5,12 \cdot 10^3$	$4,0 \cdot 10^3$	$3,8 \cdot 10^3$
600	$1,31 \cdot 10^3$	$1,31 \cdot 10^3$	$1,31 \cdot 10^3$
700	$5,56 \cdot 10^2$	$5,56 \cdot 10^2$	$5,56 \cdot 10^2$

При температурах выше 1000°С для данного рецепта стекла γ составляет сотые доли $\text{ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ и требуется напряженность порядка десятков вольт на сантиметр.

Из приведенных данных очевидно, что практически могут иметь место три формы электронагрева стекла. При низких температурах наиболее эффективен и практически осуществим нагрев в высокочастотном поле за счет диэлектрических потерь. Начиная с 500°С , разогрев ведется в основном за счет токов сквозной проводимости и эффект выделения тепла от частоты поля мало зависит. При температурах выше 1000°С электропроводность стекла настолько возрастает, что дальнейший нагрев последнего можно вести индукционным методом. Поскольку сварка ведется при температурах, не превышающих 1000°С , останавливаться на последнем методе не будем, а рассмотрим подробнее первые две формы.

Как следует из приведенных данных, начинать нагрев от комнатной температуры в электрическом поле даже при высоких его частотах не является эффективным и практически удобным. В самом деле, для ввода 100 вт мощности в 1 см^3 стекла при частоте 10 Мгц требуется напряженность порядка $30\,000 \text{ в/см}$. Повышение частоты до 40 Мгц приводит к понижению требуемой напряженности до $15\,000 \text{ в/см}$. Даже и последняя величина близка к пробивной напряженности воздуха. Практически электроды располагаются снаружи по диаметру сварки

ваемых цилиндров, что потребует чрезмерно больших напряжений (десятки — сотни киловольт). Снижение же напряженности ведет к значительному увеличению времени нагрева.

Время нагрева массы стекла до заданной температуры при условии независимости теплоемкости c от температуры и отсутствии тепловых потерь определится формулой

$$\tau = A \int_{t_1}^{t_2} \frac{dt}{\gamma(t)}, \quad (6)$$

$$A = \frac{mc}{0,24E^2},$$

где m — масса стекла, г;

c — удельная теплоемкость стекла, $\text{кал/см}^3 \text{ } ^\circ\text{C}$.

Зная закон $\gamma(t)$, нетрудно подсчитать необходимое время. Для трубки диаметром 6,5 см при приложении к ней напряжения 15 000 в и $f=40 \text{ Мгц}$ потребуется время порядка 3 мин, чтобы поднять температуру полоски шириной 1 см от края от 20 до 120° С. Снижение напряжения до 10 000 в увеличивает время разогрева до 7 мин. Учет тепловых потерь соответственно увеличивает τ , приближая ее величину к действительной. Таким образом, следует признать такой нагрев непрактичным и неэкономичным.

Вторым способом начального разогрева является способ проводящего покрытия [Л. 3, 4]. На торцы свариваемых деталей наносится с разрывами пленка из проводящего материала, например коллоидного графита. К покрытию подводится напряжение. В разрывах пленки возникают дуги, которые нагревают стекло. По мере выгорания пленки стекло достигает температуры, при которой проводимость его настолько увеличивается, что становится значительно больше проводимости дугового разряда, последний гаснет, и ток, протекая уже только в стекле, производит быстрый окончательный разогрев последнего до температуры сварки. Этот метод применим для сварки деталей любой конфигурации из тугоплавкого стекла с высокой термической стойкостью и на наш взгляд его следует рекомендовать в лабораторной практике.

В промышленном производстве возможности его применения следует подвергнуть серьезной проверке, поскольку само нанесение такой пленки может давать нежелательные включения в стекло.

На основании приведенных выше соображений был подвергнут исследованию третий способ — способ комбинированного нагрева газовым пламенем и электрическим током, описанный в [Л. 1—5], который является наиболее удобным.

Сущность его заключается в следующем. Края деталей, подлежащих сварке, предварительно нагреваются в пламени горелки до температуры, при которой удельное сопротивление стекла па-

дает до величины порядка 10^4 ом·см. По диаметру свариваемых деталей у разогретых краев устанавливаются электроды, к которым прикладывается напряжение. В одном случае электроды являются одновременно и горелками—пламенные электроды; в другом подогревающие горелки электрически изолированы от электродов—беспламенные электроды. Под действием приложенного напряжения между электродами и разогретым пояском стекла возникают электрические дуговые разряды, через которые ток вводится в стекло. На рис. 2 представлена принципиальная схема этого метода. Здесь 1 — нагреваемое стекло; 2 — электроды-горелки; 3 — подогревающая горелка.

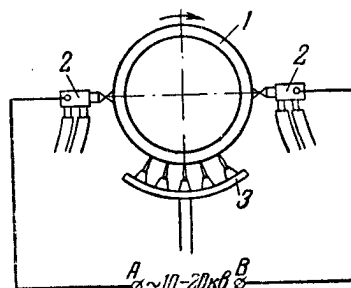


Рис. 2.

Анализ работы экспериментальной установки

Ниже рассмотрены следующие основные вопросы установки для электросварки стекла.

1. Из какого материала и как должны быть изготовлены электроды?

2. Какая разница в использовании пламенных и беспламенных электродов?

3. Какое влияние оказывает на режим разогрева частота греющего тока?

4. Какие напряжения необходимы для разогрева под сварку деталей различных геометрических размеров?

Испытания проводились в основном на стекле рецепта ЗС-5К, обладающем высокой термической стойкостью и потому удобным для лабораторных исследований.

В качестве источника мощности был взят высокочастотный генератор, собранный по трехточечной схеме на лампе Г-431. Мощность, потребляемая генератором от сети, 20 квт. Максимальное напряжение (действующее значение), снимавшееся с генератора, 10 кв. Изменением емкости контурной батареи конденсаторов частота генерируемых колебаний менялась в пределах 0,3—1,5 Мгц.

Первые результаты опытов показали, что выделяющаяся при работе на электродах мощность настолько велика, что вопрос об их материале и размерах является существенным. Примененные в начале опытов в качестве электродов наконечники обычных горелок из латуни или простой стали при горении разряда раскалялись докрасна, оплавливались и разрушались, металл электродов оседал на стекло.

Для создания устойчивости электродов в работе необходимо было понизить их рабочую температуру. Последнее можно до-

стигнуть либо увеличением массивности электродов, либо применением их водяного охлаждения. С точки зрения наименьших потерь энергии в разрядах и на электродах, а также наилучших условий зажигания разряда целесообразно иметь максимально возможную для материала электрода температуру. Поэтому нами применялись в дальнейших исследованиях электроды из жаропрочной стали и вольфрама, которые показали хорошую стойкость к разрушению в лабораторных условиях. Конструкции электродов предусматривала отвод тепла за счет их массивности. Водяное же охлаждение конструктивно усложняет установку. Для облегчения условий зажигания разряда наконечникам электродов была придана форма конуса. Оптимальные геометрические размеры электродов для каждого конкретного случая нетрудно подобрать опытным путем. В случае водяного охлаждения температура электродов достаточно хорошо регулируется изменением скорости протекания воды.

При исследовании разрядов с пламенных и беспламенных электродов между последними помещалось медное кольцо, электрически изолированное от установки. Измеряя падение напряжения на электродах, мы получаем фактически падение напряжения на разрядных промежутках, последовательно включенных с медным кольцом, так как сопротивлением последнего ввиду его малости можно пренебречь. При этом в случае разряда в газокислородном пламени падение напряжения на электродах составило 600 в при величине разрядных промежутков 2 мм. Напряжение зажигания разряда в этом случае установить не удалось, так как возникновение генерации сопровождалось установлением разряда и напряжения, которое при дальнейшем увеличении тока практически не менялось.

При том же расстоянии электродов до медного кольца в случае разряда в воздухе напряжение на электродах составило 1 600—1 800 в, а напряжение зажигания 5 600—6 400 в. Было отмечено, что в случае разряда в пламени на поясok стекла, разогретого до температуры 800—1 000 °С, перекрытие газа и кислорода на величину падения напряжения на разряде влияния не оказывает. Последнее можно объяснить тем, что потенциал горения разряда определяется уже потенциалом ионизации паров щелочных металлов, который ниже соответствующего потенциала газов в пламени.

Установлено, что при низких температурах стекла (до 700—800 °С) разряд в пламени более устойчив, чем разряд в атмосфере. При высоких температурах устойчивость в пламени теряется и пятно разряда более интенсивно перемещается как по электроду, так и по стеклу, появляется искрение, что также объясняется более интенсивным выделением из стекла паров щелочных металлов, которые уже определяют наиболее легкий путь тока от электрода к стеклу.

Влияние частоты на эффективность электрозагрева стекла с точки зрения электрических свойств его разобрано выше. Из-

менение частоты в определенной степени влияет на зажигание и горение разряда. Н. А. Капцов [Л. 13] приводит зависимость отношения пробойного напряжения на высокой частоте к пробойному напряжению на постоянном токе от частоты. Кривая имеет минимум, равный 0,75, в диапазоне 10^6 — 10^7 гц.

С ростом частоты выше 10^7 гц это отношение увеличивается, и при 10^8 гц оно превышает 1. Проведенное нами исследование разряда показало, что в диапазоне 0,3—1,2 Мгц напряжение зажигания разряда от частоты тока практически не зависит, что находится в близком соответствии с данными, приведенными Н. А. Капцовым.

Напряжение, необходимое для разогрева стекла под сварку, определяется в основном требуемой скоростью нагрева и в сильной степени зависит от начальной температуры стекла. При условии сохранения неизменным напряжения на электродах процесс разогрева лавинообразно нарастает и необходимо специальное устройство, регулирующее скорость возрастания тока во избежание перегрева поверхностных слоев стекла.

В случае применения в качестве источника мощности высокочастотного генератора стекло подключается к крайним точкам контура генератора.

По мере разогрева стекла его сопротивление падает, R_{0e} уменьшается, соответственно уменьшается напряжение на контуре. С другой стороны, с повышением температуры стекла растет рассеиваемая им в виде тепла мощность. В определенный момент процесса устанавливается тепловой баланс: вводимая в стекло мощность становится равной рассеиваемой. Начальное напряжение на электродах можно подобрать таким образом, что указанный баланс наступает при температуре сварки. Для использованной в работе схемы генератора такое начальное напряжение соответствует напряженности поля в стекле 400—500 в/см при условии температуры предварительного нагрева 500—550° С. Опытом установлено, что напряжение, соответствующее тепловому балансу при температуре сварки ($\sim 1000^\circ$ С), линейно зависит от диаметра цилиндра и создает в стекле напряженность поля порядка 120—130 в/см. Время разогрева при приведенных выше условиях составляло величину порядка 10—30 сек.

На рис. 3 графически приведена зависимость напряжения на электродах от диаметра разогреваемой стеклянной трубки в момент теплового баланса при $t \approx 1000^\circ$ С.

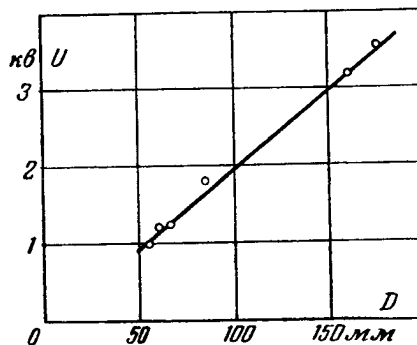


Рис. 3.

Заключение

Проведенные опыты по исследованию электрических свойств электровакуумных стекол и исследованию работы установки для электросварки стеклянных деталей дают обоснования к следующим выводам:

Для каждого рецепта стекла имеется своя температура, начиная с которой выгодно экономически и эффективно во времени вести электронагрев. Для стекла ЗС-5К эта температура 500—550° С.

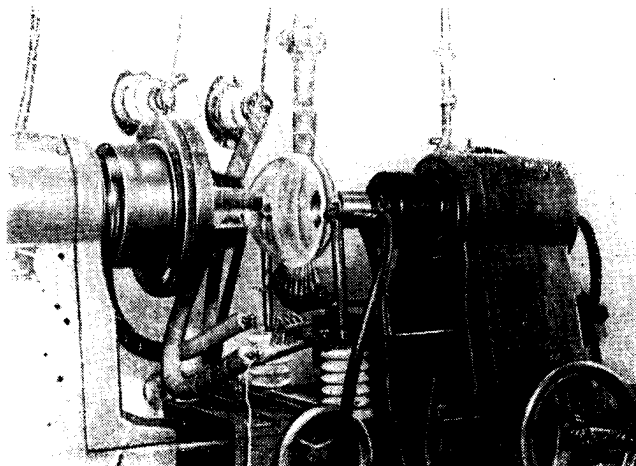


Рис. 4.

По достижении стеклом указанной выше температуры эффективность электронагрева от частоты тока (в диапазоне частот промышленных высокочастотных генераторов) практически не зависит.

Начальное напряжение электросварки следует устанавливать исходя из условия создания в стекле напряженности поля не менее 400—500 в/см.

Электроды для электросварки стекла следует выполнять из жаропрочных материалов с дополнительным отводом тепла.

Существенной разницы в использовании пламенных и беспламенных электродов нет.

Для высокого качества сварки необходим тщательный предварительный разогрев краев свариваемых деталей с наименьшим перепадом температуры по толщине стекла. Время электронагрева легко контролируется. Повторяемость режимов легко устанавливается, что открывает возможность разработки автоматического сварочного станка.

Проведены лабораторные испытания, которые позволили выяснить требования к установке по электросварке стекла и получить удовлетворительные результаты опытной сварки конусов

с экранами электронно-лучевых трубок (диаметры экранов 120 и 178 мм) из стекла 3С-5К. На рис. 4 приведена фотография электросварки конуса с экраном. Пробы сварки деталей из стекла рецептов С-88-13 и 713 также дали положительные результаты. Полную экономическую характеристику электросварки стекла можно будет дать только после освоения этого метода производством.

ЛИТЕРАТУРА

1. E. M. Guyer, Electronic welding of glass, Electronics, 1945, № 6.
2. E. M. Guyer, Electric welding of glass, Electr. Eng., 1948, № 5.
3. M. R. Show, Electric glass welding, Electr. Eng., 1953, № 1.
4. W. Espe, O elektrickém odporovém sváření skla ve vakuové technice, Slaboprůdu obzor, 1955, № 2.
5. K. Morton, S. Young, Welding glass parts, Glass Industry, 1955, № 2.
6. С. Н. Шорин, Теплопередача, Государственное издательство литературы по строительству и архитектуре, 1952.
7. «Технология стекла», под ред. Китайгородского, т. 1, Гизлегпром, 1939.
8. «Высокочастотный нагрев диэлектриков и полупроводников», под ред. А. В. Нетушила, ГЭИ, 1950.
9. «Теплотехника производства стекла», Труды АН УССР, 1954.
10. Б. Лонг, Физические свойства и варка стекла, Гизлегпром, 1938.
11. Н. Ю. Тайц, Технология нагрева стали, Металлургиздат, 1950.
12. А. В. Нетушил, Докторская диссертация, МЭИ, 1952.
13. Н. А. Капцов, Электроника, ГИТТЛ, 1953.

СОДЕРЖАНИЕ

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ОБЩАЯ ЭЛЕКТРОТЕХНИКА

К. М. Поливанов , Напряжение, электродвижущая сила и разность потенциалов	3.
Т. А. Татур , Методы расчета установившегося режима в линейной электрической цепи при несинусоидальном периодическом входном напряжении	23
Г. В. Зевеке , Эквивалентные схемы автотрансформатора	34
Р. И. Караев , Обобщенные координаты токов и напряжений длинных линий электрических систем	38
П. А. Ионкин , О расчете цепей с взаимной индуктивностью и с инерционными нелинейными элементами	60
Н. М. Бурдак, А. А. Мухин, А. В. Нетушил , Моделирование и расчет электроосмотического водопонижения	67
С. В. Страхов , Уравнения переходных процессов в статических элементах сети, отнесенные к вращающейся системе координат	88
Ю. М. Шамаев, Н. Г. Катков , Основы расчета анизотропных стенок и дна электролитической ванны с увеличенными эквивалентными размерами	105
Г. П. Андреев, В. Е. Боголюбов, В. Л. Дятлов , К учету реальных свойств материалов в магнитном усилителе Раменя	118
	367

К. Э. Зайдель, Г. И. Шарохин , Раздельное измерение нечетных и четных гармоник несинусоидальных кривых	127
В. В. Коген-Далин , Системы условно положительных направлений и векторные диаграммы электрических машин	133
Б. Я. Жуховицкий , Особенности генераторов диэлектрического нагрева	148
Л. С. Хенц , Анализ кольцевой схемы в частотно-фазовой системе теплеуправления	154
В. В. Ницецкий , Численный расчет электрического поля цилиндрических электродов конечной длины	164
Б. М. Фрадкин , Электродинамические процессы в ферромагнитном теле, характеризуемом прямоугольной петлей гистерезиса	179
Б. Ф. Ласточкин , Исследование условий возбуждения субгармонических колебаний в колебательном контуре с нелинейной индуктивностью	205
В. Н. Кудин , Анализ погрешностей и метод обработки результатов эксперимента при измерении комплексной диэлектрической проницаемости с помощью куметра	219
В. Н. Купчинов , Эффект Фарадея в парафино-ферритовых смесях (влияние размельчения материала на внутренние поля ферритов)	232
Г. И. Кудрявцева , Быстродействующий магнитный усилитель	243

РАЗДЕЛ ВТОРОЙ

ЭЛЕКТРОНИКА И ПРИБОРЫ СВЕРХВЫСОКИХ ЧАСТОТ

И. М. Тетельбаум, Н. И. Челноков , Повышение точности решения задач на электронной математической машине непрерывного действия	259
Ю. М. Шамаев, Г. Ф. Лисицын, Э. А. Мельников, В. М. Овчинников, В. В. Скугарев, Д. Г. Титов , Разработка и испытание методики автоматического объективного контроля ширины линий на экране электронно-лучевых трубок	267
И. В. Лебедев , О тонкой поглощающей пленке в волноводе	281
И. В. Лебедев , Применение вспомогательного импульсного разряда для повышения качества защиты в сверхвысокочастотных разрядниках	289
Н. Н. Иванчинов-Маринский , Осциллокопический индикатор к волномеру	294
Г. И. Шевченко, С. Г. Обухов , Повышение предельной частоты и надежности ионного преобразователя частоты с помощью насыщающихся дросселей	300
В. Д. Соболев , Распределение тока по поверхности накаливаемого оксидного катода в ионных приборах	313
А. А. Лукин , Управляемые RC-генераторы на полупроводниковых триодах	326
С. А. Левитан, М. Б. Халамейзер , Регулирование температуры в процессе обработки цветной кинопленки	330
И. В. Лебедев , Об одной ошибке, связанной с электродинамикой движущихся систем	340
В. П. Аксенов , О приборе для динамических импульсных испытаний приемно-усилительных ламп	343
В. А. Чижев , Электросварка стеклянных деталей	357

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА МИКРОБИОЛОГИИ

Вып. VI

**ФИЗИОЛОГИЯ
И БИОХИМИЯ
МИКРООРГАНИЗМОВ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

STAT

Page Denied

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА МИКРОБИОЛОГИИ

Вып. VI

**ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ
МИКРООРГАНИЗМОВ**

(сборник работ)

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва — 1959

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
академик В. Н. ШАПОШНИКОВ

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы достигнуты значительные успехи в области технической микробиологии. Помимо давно известных бродильных производств, микроорганизмы нашли широкое применение в ряде новых отраслей промышленности и сельского хозяйства. Они используются для получения антибиотиков, ферментов, витаминов, белково-витаминных кормовых препаратов (в том числе из древесных гидролизатов), стимуляторов роста животных и растений и т. д.

Биосинтез спиртов, ацетона, органических кислот, ацетона, диацетила, витаминов, антибиотиков и других веществ тесно связан со сложными химическими превращениями, вызываемыми в среде жизнедеятельностью микроорганизмов. В связи с этим особо важное значение приобретает углубленное изучение физиологии и биохимии микроорганизмов для управления этими процессами. Работы по данной проблеме и составляют основное содержание настоящего сборника. Важность этого направления в микробиологии подчеркивалась неоднократно. Уже I конференция по физиологии и биохимии бродильных процессов, состоявшаяся 2—5 февраля 1939 г., отметила необходимость всестороннего изучения физиологии и биохимии микроорганизмов.

Широкое применение микроорганизмов в новых областях промышленности значительно стимулировало научно-исследовательскую работу, постоянно выдвигая перед ней все новые и новые задачи. Накопился большой фактический материал, нуждающийся во всестороннем обсуждении. Это привело к организации II конференции (24—27 апреля 1957 г.) по физиологии и биохимии микроорганизмов, применяемых в промышленности. Часть материалов, доложенных на этой конференции, включена в настоящий сборник.

В. Н. Шапошников

**ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ МИКРООРГАНИЗМОВ —
ОСНОВА РАЦИОНАЛЬНОЙ ТЕХНОЛОГИИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИХ
В ПРОИЗВОДСТВЕННЫХ ПРОЦЕССАХ**

(Московский государственный университет)

Значение физиологии микроорганизмов в наше время очень велико. Действительно, даже в работах по систематике микроорганизмов ввиду недостаточности морфологических данных рекомендуется обращаться к физиологии, «физиологической активности» и к другим «физиологическим признакам».

Н. А. Красильников (1949), например, приходит к выводу, что «все попытки деления бактерий на физиологические группы не дали положительных результатов и ведут к большой путанице и затрудняют определение изучаемых видов». Этот же автор (Красильников, 1947) в другом месте пишет: «Надежным приемом во многих случаях является познание физиологических свойств микробов», которые «широко используются для определения видов».

Мы приводим эти выдержки не для того чтобы их сопоставить как противоречивые, наоборот, мы полагаем, что их можно примирить и принять обе, однако в несколько иной формулировке.

Поверхностное использование так называемых «физиологических признаков» приводит к путанице, тогда как познание физиологии является в высшей степени перспективным как для систематики микроорганизмов, так и для управления их многогранной биохимической активностью, широко используемой в различных областях народного хозяйства.

Дело в том, что под «физиологическими свойствами», или «признаками», нередко понимают не познание биохимической сущности и биологического значения для микроорганизмов совершающихся в культуре процессов (что является необходимым для физиологического подхода к ним), а простую констатацию тех явлений, которые удастся подметить при культуре микроорганизмов на случайных и иногда сложных и неопределенных по составу средах.

Часто для характеристики физиологических особенностей отдельных микроорганизмов используются среды, получившие название «естественных» или «комплексных», таких как молоко, сыворотка, мясной бульон, автолизат дрожжей, картофельный или морковный отвар, кукурузный экстракт и т. п.

Разбираться в особенностях обмена веществ отдельных микроорганизмов на таких средах крайне трудно.

Но в ряде случаев, по крайней мере на современном уровне наших знаний, оказывается необходимым пользоваться такими неопределенными

по составу средами, например, при работе с некоторыми представителями молочнокислых бактерий. Не следует забывать, что к обсуждению результатов опытов в этих случаях надо подходить с большой осмотрительностью.

Тот комплекс веществ, который имеется в «естественных» средах, подразделяется обычно при толковании результатов культивирования на две группы веществ:

а) комплекс азотсодержащих органических соединений, в состав которых чаще всего входят различные аминокислоты. Этот комплекс обычно объединяется в понятие «органические источники азота» (надо думать необходимые для конструктивного обмена);

б) вещество, подвергающееся сбраживанию (в широком смысле термина).

В большинстве случаев таковыми признаются различные углеводы. При этом произвольно принимается, что другие вещества сложного субстрата никак не влияют на генеральный процесс сбраживания того или иного вещества (глюкозы), которое служит основным, исходным для брожения материалом.

Такое подразделение веществ сложного субстрата, как будет показано далее, и по существу и терминологически далеко не безупречно.

Начну с органических форм азота. Под этим названием в микробиологии чаще всего подразумеваются, в первую очередь, продукты расщепления белковых веществ, т. е. разнообразные аминокислоты. Но легко убедиться, что аминокислоты являются не только источниками азота.

Известно, что некоторые микроорганизмы — так называемые аммонификаторы — успешно развиваются на средах, содержащих органические вещества только в форме смеси аминокислот (гидролизатов белков) или даже в форме отдельных аминокислот.

При этом аминокислоты оказываются не только источниками азота, который в главной массе отбрасывается в виде аммиака, но также и основными источниками углерода, подвергающегося процессам окисления — восстановления или окисления за счет молекулярного кислорода в конструктивном и энергетическом обменах.

Поэтому возникает вопрос о том, какое влияние на конечный итог превращения веществ в культуре микроорганизмов на комплексных средах могут иметь соединения, входящие в состав субстрата или могущие образоваться в нем в процессе развития организма.

В иных случаях (при брожениях) следует добавить образование промежуточных продуктов сбраживания различных безазотистых веществ, которые могут быть представлены глицериновым и другими альдегидами, кетонами, кислотами и пр.

Например, выход молочной кислоты в культуре *Lactobact. Delbrückii* первые 24 часа в одном из опытов составляет всего 30% от потребленного сахара, а к 48-му часу достигает 96,7%.

Естественно, что возникает также вопрос о том, какими веществами на 24-м часу культуры представлены те 70% потребленного сахара, которые еще не превратились в молочную кислоту.

Таким образом, с самого начала развития культуры среда оказывается отличной от заготовленной экспериментатором, и до самого конца опыта она непрерывно меняется.

Это достаточно глубокое и непрерывное изменение состава сред при культивировании не может не влиять на течение процесса уже потому, что оно сильно влияет, прежде всего, на физико-химические показатели (рН, окислительно-восстановительный потенциал).

Известно, что почти всегда наблюдается более или менее резкое изменение активной кислотности среды и, как показано в исследованиях Работновой (1957), закономерное изменение окислительно-восстановительного потенциала. Полной однородности процессов, сопровождающих развитие микроорганизмов, ожидать нельзя.

Проиллюстрируем это положение на примере маслянокислого брожения, в котором отношение между образованными масляной и уксусной кислотами по ходу брожения все время меняется.

В одном из опытов, по нашим данным, это отношение представлено следующим рядом величин:

Часы брожения	10	15	20	24	42
Отношение <u>масляная кислота</u> (в молях)	0,33	0,64	0,9	1,5	3,0
<u>уксусная кислота</u>					

Из приведенных данных следует, что за время брожения соотношение между масляной и уксусной кислотами меняется больше чем в 9 раз.

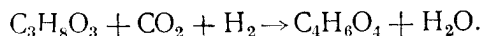
Попутно следует указать, что практикуемое обычно подведение итогов опытов после завершения развития культуры, т. е. через длительный срок, оправдывалось бы только в том случае, если есть основания считать процессы обмена веществ неизменными на всем протяжении культуры. Это, как увидим, не соответствует фактам.

ВЛИЯНИЕ КОМБИНАЦИИ ВЕЩЕСТВ В СУБСТРАТЕ НА ХАРАКТЕР ОБМЕНА

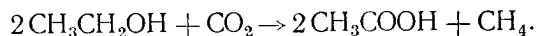
Вопросу о комбинации веществ в субстрате следует уделять особое внимание.

Уже введение в субстрат мела для нейтрализации среды в случае ее подкисления в процессе развития культуры не всегда остается только нейтрализацией. Можно привести ряд примеров, когда угольная кислота сама по себе может оказывать влияние на характер обмена веществ.

Так, современное учение о гетеротрофной ассимиляции углекислоты возникло на основе открытия Вудом и Веркманом (Wood a. Werkman, 1936) образования янтарной кислоты при сбраживании глицерина пропионовыми бактериями:



Следующим примером может служить окисление этилового спирта в уксусную кислоту в анаэробных условиях за счет восстановления углекислоты до метана культурой *Methanobact. Omelanskii*:



Наконец, в опытах Нефеловой (1955) в нашей лаборатории было показано, что ассимиляция углерода пропионовой кислоты культурой *Chromatium vinosum* возможна только при одновременном присутствии в среде карбонатов или других заменяющих их веществ, могущих служить акцепторами водорода.

Значительное влияние на обмен веществ имеет комбинация в субстрате органических веществ различной структуры и степени их восстановления.

Добавление к среде с глюкозой уксусной кислоты в виде соли повышает выход ацетона при ацетоноэтиловом брожении на величину,

соответствующую количеству потребленной уксусной кислоты (Ваконі, 1926). Однако Козловой (1940) показано, что уксусная кислота сбраживается только в случае присутствия в среде глюкозы. При этом потребление уксусной кислоты идет параллельно с потреблением сахара, и количество ацетона соответствует сумме потребленного сахара и потребленной уксусной кислоты.

Сбраживание глицерина при ацетоно-этиловом брожении приводит практически к образованию только спирта (Speakman, 1925). Что касается молочной кислоты, то при замене глицерина ее солями в среде ни развития, ни брожения не происходит. Однако, как показала Ярмола (1948), при комбинации в среде глицерина с солями молочной кислоты наряду со спиртом образуется ацетон в количестве, полностью соответствующем количеству потребленной молочной кислоты.

Значительный интерес представляет то, что молочная кислота и без глицерина, но при добавлении к среде метиленовой сини так же количественно сбраживается в ацетон, и культура в этом случае развивается.

Таким образом, для сбраживания ацетоноэтиловыми бактериями молочной кислоты с образованием спирта в среде, по-видимому, должен быть активный акцептор водорода, которым могут служить метиленовая синь или глицерин.

Наличие активного акцептора водорода в среде оказывает значительное влияние и на сбраживание углеводов в молочнокислом брожении.

В нашей лаборатории неоднократно отмечалось, что добавление к среде, в которой развивается *Lactobact. Delbrückii*, метиленовой сини резко снижает выход молочной кислоты, значительно увеличивает потребление сахара и ускоряет развитие бактерий (табл.).

Влияние метиленовой сини на сбраживание углеводов культурой
Lactobact. De'brückii

Среда	Время, часы	pH*	Потреб. сахар в мм триоз	Количество бактерий, млн/мл	Молочная кислота, в мм	Титруемая кислотность в мл 1/10 N KOH
Ячменное сусло (контроль)	6	5,9	1,22	4,1	0,55	0,991
	12	5,4	2,71	7,5	1,35	1,925
	24	4,3	3,07	9,4	2,80	2,973
Сусло + метиленовая синь	6	3,9	1,81	6,2	0,25	2,211
	12	3,7	2,74	13,3	0,75	3,958
	24	3,4	4,73	17,5	1,30	4,203

* Начальный pH=6,7; количество бактерий—0,31 млн/мл; начальная титруемая кислотность в мл 1/10 N KOH—0,437. Метиленовая синь добавлялась к среде четыре раза по мере ее обесцвечивания.

Другие конкретные примеры значения комбинации веществ для развития микроорганизмов есть в работах Новиковой с сотр. (1959) и Пименовой (1957) по выяснению условий образования четырехуглеродных соединений (диацетила и ацетона).

Известно, что Л. Пастер установил возможность жизни без воздуха на примере изучения сбраживания лактата кальция с образованием масляной кислоты при производстве молочной кислоты. Однако дальнейшие попытки осуществить этот процесс чистыми культурами повторно терпели неудачи.

Бейеринк (Beijrink, 1893) считал, что это брожение осуществляется бактерией, названной им *Granulobact. lactobutyricum*. Но будучи выделена в чистой культуре, она оказалась неспособной сбраживать лактат кальция.

В 1929 г. Шапошников и Захаров опубликовали результаты своей работы по сбраживанию солей молочной кислоты (маточных растворов от производства молочной кислоты) в производстве масляной кислоты. Провести этот процесс при помощи чистой культуры нам также не удалось, поэтому было высказано предположение, что он осуществляется за счет деятельности двух видов бактерий.

Ван-Бейнум и Петте (Van-Beynum a. Pette, 1936) описали бактерию под названием *Clostridium tyrobutyricum*, которая развивается на лактатной среде. Однако Коеи и Коеи-Базир (Cohen et Cohen-Bazir, 1949) не без основания высказывают сомнения в правильности утверждения названных авторов, так как развитие бактерий на лактатной среде в их опытах наблюдалось только в присутствии большого количества (3%) автолизата дрожжей, поэтому трудно решить, что в этом случае является источником питания и энергии для развивающихся бактерий.

Наконец в 1947 г. Бат и Баркер (Bhat a. Barker, 1947) показали, что выделенная ими из почвы бактерия маслянокислого брожения, получившая название *Clostr. lactoacetophilum*, хорошо сбраживает лактат кальция только при добавлении к среде некоторого количества солей уксусной кислоты; при этом количество потребленной молочной и образованной масляной кислот более или менее пропорционально добавленной к среде уксусной кислоте.

О СВЯЗИ ПРОЦЕССОВ КОНСТРУКТИВНОГО ОБМЕНА С ПРОЦЕССАМИ БРОЖЕНИЯ

Одним из существенных недостатков толкования обмена веществ у микроорганизмов является стремление познать процессы брожения вне их связи с другими процессами, сопровождающими жизнедеятельность. Если такой метод иногда с успехом применяется по отношению к высшим представителям жизни, обладающим специализированными органами, то по отношению к микроорганизмам он мало пригоден, так как приводит к одностороннему освещению явлений.

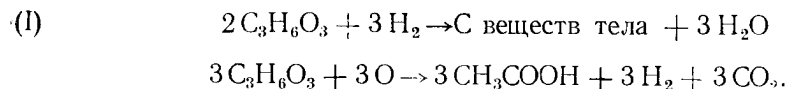
Особенно отчетливо единство процессов обмена веществ выступает на примере жизнедеятельности фотоавтотрофных пурпурных бактерий: количество поглощаемой лучистой энергии определяет у них как темп развития, так и интенсивность фотоассимиляции углерода и окисления сероводорода.

Если мы представим себе развитие одного из представителей маслянокислого брожения *Clostridium Pasteurianum* на среде Виноградского, содержащей, как известно, в качестве органического вещества только глюкозу, то, очевидно, что последняя является не только сбраживаемым веществом, но также и материалом для построения углеродных скелетов всех разнообразных веществ тела бактерий. Это, как легко видеть из соответствующих расчетов, связано со значительным восстановлением глюкозы, которая в конструктивном обмене теряет около половины атомов кислорода. В анаэробных условиях отнятие трех атомов кислорода должно повести к окислению трех молекул триозы до пировиноградной кислоты.

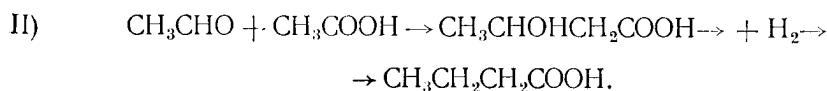
Не детализируя здесь общей схемы обмена веществ при развитии маслянокислых бактерий, мы все же видим, что ассимиляция углерода

одной молекулы глюкозы должна сопровождаться образованием трех молекул пировиноградной кислоты. Принимается, что последняя в дальнейшем декарбоксилируясь, превращается в уксусную и муравьиную кислоты (или $H_2 + CO_2$).

Эта часть обмена веществ может быть представлена следующей схемой:



В этом случае, когда масштаб окислительно-восстановительных реакций выше потребностей конструктивного обмена в водороде, не исключена возможность превращения одной или большего числа триоз за счет сопряженного окисления-восстановления (но без дополнительного окисления) в молочную кислоту, декарбоксилирование которой приведет к образованию уксусного альдегида и муравьиной кислоты (или $H_2 + CO_2$). Последнее имеет особое значение ко времени замедления темпа размножения бактерий. Но образующийся уксусный альдегид как вещество сильно ядовитое для бактерий, должен быть удален из среды (Neuberg, 1921; Таусон, 1950). Удаление его в этом случае достигается конденсацией с уксусной кислотой в β -оксимасляную кислоту, восстанавливающуюся в дальнейшем в масляную:



Вполне очевидно, что чем больше удельный вес конструктивного обмена (I) по сравнению с энергетическим (II), тем больше накапливается в субстрате продуктов первой фазы обмена уксусной кислоты, и, наоборот, чем меньше потребление водорода в конструктивном обмене (при замедлении развития), тем больший удельный вес приобретает образование более восстановленных продуктов II фазы, в данном случае масляной кислоты.

Развитие микроорганизмов в чистых культурах в тех условиях, в которых мы их изучаем, схематически может быть представлено кривой скоростей (рис. 1), легко подразделяемой на две половины: первая характеризуется постепенным нарастанием скорости образования живой массы и, соответственно, потребления водорода в конструктивном обмене; вторая — постепенным снижением скорости нарастания живой массы.

Именно это обстоятельство, в связи с отмеченным ранее непрерывным качественным изменением среды обитания микроорганизмов в чистых культурах и использованием ими в конструктивном обмене веществ, более окисленных, чем средний состав веществ их тела, привело нас к установлению принципа двухфазности обмена веществ при развитии микроорганизмов.

Принцип двухфазности оказался приложимым ко всем типам бактериальных брожений, может быть, за исключением гемоферментативного молочнокислого брожения, которое имеет в этом отношении некоторые специфические черты (Шапошников, 1955).

Этот принцип оказался также приложимым к обмену веществ большинства актиномицетов в процессах образования ими антибиотиков,

хотя физиолого-биохимическая основа двухфазности у них имеет свои специфические черты.

Двухфазность процессов обмена веществ в культурах микроорганизмов обуславливается различными факторами.

При процессах брожений она определяется изменением во времени биохимических путей сбраживания веществ, путем перераспределения в продуктах брожения реакций окисления и восстановления, наличием или отсутствием реакций конденсации и пр.

Двухфазность может определяться и иными факторами, связанными с изменением условий развития организма во вторую фазу. Эти изменения могут создаваться истощиванием в субстрате тех или иных веществ, необходимых для нормального развития. В этом случае при наступившем внезапном голодании происходит не только ослабление развития, но также и деградация старых частей мицелия (процессы автолитического характера). Для молодых клеток (или прорастающих спор) создаются новые условия для развития, связанные с появлением в среде продуктов автолиза отживших клеток и изменением окислительно-восстановительного режима.

В рамках этой статьи мы не имеем возможности детализировать частные вопросы и потому перейдем к некоторым основным рекомендациям, которые могут помочь управлять теми микробиологическими процессами, которые уже сейчас используются или будут использоваться в различных областях народного хозяйства.

1. Детальное изучение двухфазных процессов важно потому, что именно продукты второй фазы развития культур во многих случаях являются целью производства (ацетон, бутиловый спирт, ацетонин, стрептомицин, альбомуцин и т. д.).

2. Двухфазность обмена веществ определяется, прежде всего, непрерывным качественным изменением состава среды в связи с процессами, сопровождающими развитие микроорганизмов.

3. Ясное представление о течении процессов превращения веществ в динамике развития культуры и учета изменений физико-химических показателей среды.

4. Двухфазность процессов требует знания как условий, определяющих развитие микроорганизмов, так и условий перехода процесса во вторую фазу.

5. Управление двухфазными процессами требует изыскания наиболее рационального сочетания условий осуществления первой и второй фазы развития культур, причем в различных случаях можно пользоваться различными методами.

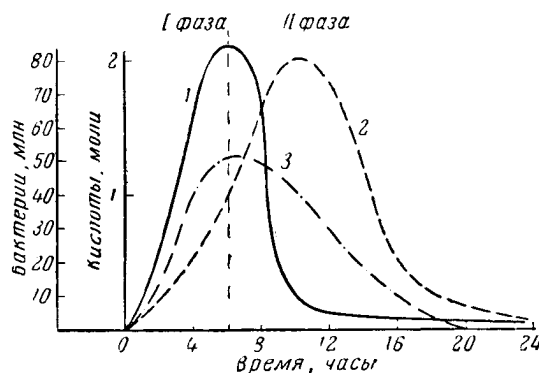


Рис. 1. Гетероферментативное молочнокислое брожение:

1 — уксусная кислота; 2 — молочная кислота; 3 — бактерии.

ЛИТЕРАТУРА

- Козлова Е. И. Превращение уксусной кислоты в ацетонэтиловом брожении в зависимости от наличия сахара в субстрате. Микробиология, 1940, т. IX, вып. 4, стр. 355.
- Красильников Н. А. Понятие о виде у бактерий. Микробиология, 1947, т. XVI, вып. 5, стр. 381.
- Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1949.
- Нефелова М. В. Ассимиляция углерода углекислоты и органических веществ в процессе развития пурпурных серобактерий. Автореферат дисс. МГУ, 1955.
- Новикова Г. А., Петрова Э. А. и Феофилова Е. П. К вопросу образования диацетила и ацетона молочнокислыми стрептококками. Тр. Инст. микробиологии, в. 6, стр. 83, 1959.
- Пименова М. Н. Некоторые замечания к систематике молочнокислых стрептококков. Микробиология, 1957, т. XXVII, вып. 2, стр. 177.
- Работнова И. Л. Роль физико-химических условий (рН и гН₂) в жизнедеятельности микроорганизмов. Изд-во АН СССР, М., 1957.
- Таусон В. О. Основные положения растительной биоэнергетики. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1950.
- Шапошников В. Н. Физиологическая сущность некоторых бактериальных брожений в связи с эволюцией функций. Изд. АН СССР, серия биол., 1955, № 3, стр. 16.
- Шапошников В. Н. и Захаров И. П. Маслянокислое брожение лактата кальция. Тр. химико-фармацевт. ин-та, 1929, вып. 18.
- Ярмола Г. А. Ацетонэтиловое брожение: зависимость выходов ацетона и этилового спирта от концентрации сахаров в среде. Микробиология, 1948, т. XXVII, вып. 6, стр. 471.
- Vakopnyi S. Versuche zur Theorie der aceton-äthylalkoholischen Gärung. Bioch. Zeit., 1926, v. 169, p. 125.
- Beijerinck M. Über die Butylalkoholgärung und das Butyl-ferment. Verhandl. Akad. Wetenschappen Amsterdam, Afdel. Naturkunde, Sectie II, Deel I, 1893.
- Bhat J. a. Barker H. Clostridium lacto-acetophilum nov. spec. and the role of acetic acid the butiric acid fermentation of lactate. J. Bact., 1947, v. 54, p. 381.
- Cohen G. et Cohen-Bazir G. Etude sur le mecanisme de la fermentation acetonobutylique. II. Synthèse d'acide butyrique à partie de lactate et d'acétate. Ann. Inst. Pasteur, 1949, v. 77, p. 729.
- Neuber C. u. Arinstein B. Vom Wesen des Buttersäure und Butylalkoholgärung. Bioch. Ztschr., 1921, B. 117, S. 269.
- Speakman H. The biochemistry of acetone formation from sugars by *Bacillus acetoethylicum*. J. Biol., Chem., 1925, v. 64, p. 41.
- Vah Beynum J. u. Pette J. W. Buttersäuregärung und Milchsäuregärung im Silofutter. Zentralblatt f. Bakt., 1934, B. 94, S. 413.
- Wood H. a. Werkman C. The utilization of CO₂ in the dissimilation of glycerol by the propionic acid bacteria. Bioch. J., 1936, v. 30, p. 48.

М. Н. Мейсель

СТРУКТУРНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ МИКРОБНОЙ КЛЕТКИ

(Институт микробиологии АН СССР)

Уже давно прошли те времена, когда микроорганизмы — бактерии, дрожжевые и мицелиальные грибы — считались весьма просто и примитивно организованными, когда тканевые клетки высших организмов с их структурной сложностью и совершенством противопоставлялись микробным клеткам. Широкое признание находят представления о том, что одноклеточные организмы, в том числе и микробы, наряду с общими чертами строения и функционирования, присущими всем клеткам, обладают и общими признаками и свойствами организмов, т. е. в этом отношении оказываются даже более сложными системами, чем тканевые клетки.

Каковы же те общие черты, которые сближают микроорганизмы с клетками? Во-первых, отчетливая дифференциация их тела на цитоплазматическую и ядерную части с преимущественным, если не исключительным обособлением дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) и ее протеида (ДНКП) в ядерных структурах. По отношению к дрожжевым и мицелиальным грибам это можно считать твердо установленным. Клетки этих организмов имеют обособленные ядра кариосомного типа с отчетливой ядерной оболочкой. Менее ясным до недавнего времени был вопрос об обособленной ядерной структуре у бактерий. Сложность выявления такой структуры на фиксированных препаратах и при витальных окрасках, возможность возникновения при таких обработках различных артефактов привели некоторых исследователей к отрицанию реального существования обособленной ядерной структуры у истинных бактерий (Имшенецкий, 1940, 1945, 1948, 1956).

Противоположные представления на основании своих исследований, проведенных на фиксированных препаратах и в условиях прижизненных наблюдений, развивает Пешков (1955). Различные точки зрения по этому вопросу высказывают и зарубежные исследователи. За последнее время получены новые данные, подкрепляющие позиции сторонников дифференциации бактериальной клетки на цитоплазматическую и ядерную части.

Следует прежде всего отметить результаты электронно-микроскопических исследований ультратонких срезов бактерий. При надлежащей обработке препаратов во всех случаях в центральной части бактериальной клетки обнаруживается «ядерная вакуоля», содержащая спиралевидную волокнистую структуру. «Ядерная вакуоля» вполне соответствует по размерам и форме нуклеоидам, выявляемым у бактерий на фиксированных и окрашенных препаратах, а также светлым участкам в бакте-

риальных клетках, наблюдаемым при фазово-контрастной микроскопии. Столь же определенно, но значительно проще обнаруживаются ядра у бактерии при помощи люминесцентной микроскопии. Мейсель и Корчагин (1952) показали, что люминесцентный краситель акридиновый оранжевый пригоден для цитохимического различения ДНК и РНК, а также их производных. В определенных условиях этот флуорохром придает соединениям ДНК зеленую, а РНК — красную люминесценцию.

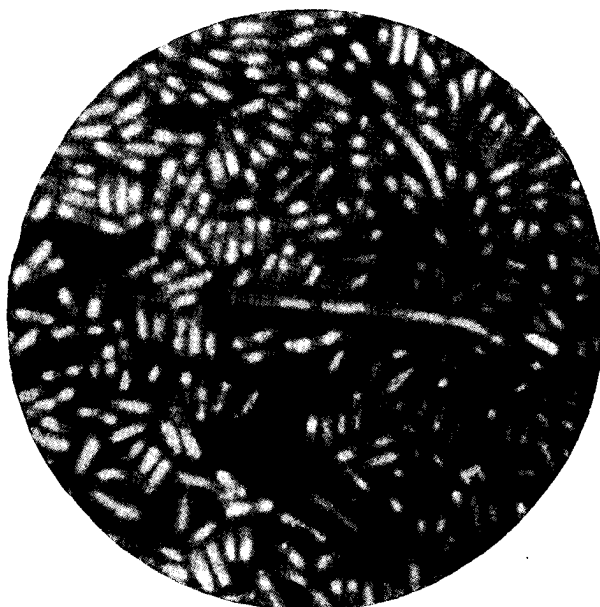


Рис. 1. Нуклеиды в клетках кишечной палочки. Прижизненное флуорохромирование акридиновым оранжевым; люминесцентная микроскопия.

Криг (Krieg, 1953а, б, 1954а, б) описал способ выявления ядер у различных бактерий при помощи флуорохромирования акридиновым оранжевым. По его данным, ядро имеет вид спиралевидной или изогнуто-удлиненной структуры. Почти одновременно Шулер (Schuler, 1952, 1954) опубликовал результаты своих наблюдений; он считает, что флуорохромированное ядро вполне соответствует тому, что выявляется на фиксированных препаратах и известно как «нуклеоид».

С начала 1957 г. мы с Миролюбовой проводили детальное люминесцентно-микроскопическое исследование строения бактерий кишечной группы. Использовалось преимущественно прижизненное флуорохромирование акридиновым оранжевым. Отечественный люминесцентный опак-иллюминатор ОИ-17 позволил одновременно изучать одно и то же место препарата как в свете люминесценции, так и при фазовом контрасте. Изучение процесса прижизненного флуорохромирования показало, что сначала ядерная структура выявляется как расположенная в центральной части клетки удлиненная «ядерная вакуоля», заполненная более ярко люминесцирующей зеленой массой. Эта «ядерная вакуоля» окружена цитоплазмой, наиболее значительно выраженной на полюсах клетки (рис. 1 и 2).

При продолжающемся флуорохромировании происходит структурирование содержимого ядерной вакуоли, принимающего форму спирали или изогнутой палочки, весьма ярко светящихся светло-зеленым; характер

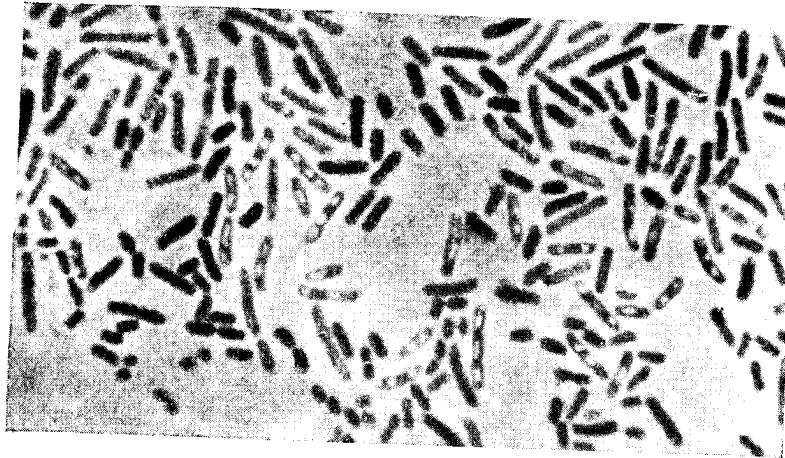


Рис. 2. Нуклеонды в клетках кишечной палочки (светлые структуры). Одновременная люминесцентная и фазово-контрастная микроскопия.



Рис. 3. Ядерные структуры в клетках *Bac. anthracoides*. Прижизненное флуорохромирование акридиновым оранжевым; люминесцентная микроскопия.

свечения специфичен для ДНК-протеида (рис. 3). Это структурирование обратимо и совместимо с сохранением жизнеспособности клетки. Оно, очевидно, может наступать и независимо от воздействия флуорохрома, например, в гипертонических солевых растворах, а также в процессе деления ядра. Деление осуществляется путем распада центральной спиралевидной структуры на отдельные фрагменты. Флуорохромирование

акридиновым оранжевым позволяет наряду с ярко-зеленой люминесценцией ядра наблюдать розовое свечение цитоплазмы и красное — полярных телец.

Таким образом, исследование бактерий специальными цитологическими методами электроктивного выявления ядерного вещества, методами фазово- и аноптрально-контрастной микроскопии, а также электронной и люминесцентной микроскопии дает вполне однозначные результаты, указывающие на реально существующую дифференциацию тела клетки на цитоплазменный и ядерный компоненты. Более детально этот вопрос будет рассмотрен в другой нашей статье.

Вторым общим для тканевых и микробных клеток признаком является структурная гетерогенность цитоплазмы, приуроченность основных энергетических и синтетических процессов к ее специализированным микро- и ультрамикроструктурам. Клетки дрожжей и мицелиальных грибов обладают хорошо выраженной системой митохондрий, участие которых в окислительно-восстановительных процессах было показано еще 20 лет назад (Мейсель, 1938). В настоящее время известно, что в митохондриях локализованы ферментативные процессы, приводящие к освобождению энергии из углеродсодержащих соединений, к связыванию этой энергии в макроэргии и к переносу электронов. Система коэнзима А также локализована на этих структурах. По отношению к дрожжам характерная биохимическая активность митохондрий была показана Носсалем с сотрудниками, Линненом и рядом других исследователей (Nossal, Keetch a. Morton, 1956; Linnane a. Still, 1955) путем изучения чистых фракций изолированных из клеток митохондрий.

Наши исследования (Мейсель, 1950; Мейсель, Помощникова и Шавловский, 1950; Мейсель, Помощникова и Соколова, 1957) при помощи избирательного блокирования митохондрий в живых дрожжевых клетках позволили уточнить функциональное значение этих структур.

Весьма ярким доказательством роли митохондрий в окислительных процессах дрожжевой клетки являются цитоплазматические мутанты (Ephrussi, Hottinguer et Chimenes, 1949; Slonimski et Ephrussi, 1949) с наследственно-поврежденным цитохромным аппаратом.

У бактерий участки цитоплазмы с функциями митохондрий цитохимически были выявлены Мейселем и Кондратьевой (1945), затем Маддом (Mudd, 1954) и др. Однако попытки изолировать эти структуры после разрушения бактериальных клеток неизменно приводят к обнаружению только мелких субмикроскопических гранул, с которыми связаны лишь некоторые ферменты цикла трикарбоновых кислот. Надо полагать, что известные в настоящее время методы разрушения бактериальных клеток не обеспечивают сохранения митохондриеподобных структур, они, видимо, распадаются на мелкие фрагменты. Возможно, что эти фрагменты в живой бактериальной клетке образуют скопления или рыхло связанные агрегаты, сконцентрированные в определенных участках цитоплазмы. Так или иначе, по и у бактерий по крайней мере часть ферментативных функций, приуроченных в клетках дрожжей к митохондриям, связана, несомненно, со структурным компонентом цитоплазмы. Мы с Помощниковой попытались подойти к уточнению этого вопроса при помощи блокирования митохондрий у бактерий *Escherichia coli* люминесцирующим алкалоидом берберином, что обычно удавалось осуществлять на дрожжевых клетках. Оказалось, что и у бактерий, особенно развивающихся на питательной среде с глюкозой, можно прижизненно после флуорохромирования берберин-сульфатом обнаружить в цитоплазме, непосредственно под клеточной оболочкой, короткие палочковидные структуры, энергично адсорби-

рующие этот краситель и люминесцирующие золотисто-желтым. Бактериальные клетки с заблокированным берберинем структурами (так же, как и дрожжевые клетки) характеризуются заметным понижением окислительных процессов, в том числе окислительного фосфорилирования.

Общим для всех клеток является и то, что такой важнейший синтетический процесс, как синтез белка, осуществляется специальными субмикроскопическими нуклеопротеидными структурами. В клетках животных организмов эти структуры образуют сложную систему, так называемую эргастоплазму, состоящую из нуклеопротеидных гранул-микросом и слоистых пластин или цистерн.

Из дрожжевых клеток в свое время Браше и Шантрэн (Brachet et Jesper, 1944; Chantrenne, 1944) выделили мелкие нуклеопротеидные гранулы, подобные микросомам клеток высших организмов. Блокирование нуклеопротеидов у дрожжевых и бактериальных клеток триафлавином, как показали наши наблюдения, приводит к резкому снижению синтетических процессов.

Гейль (Gale a. Folkes, 1955; Gale, 1957) отметил, что одна из фракций относительно крупных фрагментов клеток стафилококков, разрушенных ультразвуком, особенно энергично включает в свои белки меченые аминокислоты. Удаление из этих фрагментов нуклеиновых кислот резко снижает включение в них аминокислот; этот процесс может быть в значительной степени восстановлен путем добавления ДНК или расщепленной РНК.

По данным Шпигельмана (Spiegelman, 1956), новообразование ферментов в протопластах бактерий может происходить лишь при наличии в них (или при добавлении извне) РНК.

Следовательно, в бактериальных клетках механизм синтеза белка в основных чертах близок к таковому клеток высших организмов и связан с определенной структурной организацией цитоплазмы.

Гетерогенность, структурность микробных клеток, приуроченность биохимических процессов, особенно многоступенчатых, к определенным клеточным функциональным структурам — все это создает условия для некоторой относительной самостоятельности этих функций. Отдельные функции можно в значительной мере депримировать при незначительном изменении других. Ряд клеточных процессов может быть усилен путем воздействия на регулирующие механизмы. Так, например, нарушения в цитохромной системе, по данным нашей лаборатории, закономерно приводит к усилению синтеза стерина. Дрожжевые организмы, образующие особенно большие количества эргостерина, обычно имеют редуцированную цитохромную систему. Известно, что усиленное углеводное питание микроорганизмов при сниженном снабжении азотистыми веществами также способствует повышенному образованию жиров и липоидов. Такое же изменение обмена, по нашим наблюдениям (Гальцова, Мейсель и Селиверстова, 1954) происходит и в результате воздействия на микробные клетки ионизирующими излучениями. По данным Селиверстовой (1958), в этих же условиях наблюдается также значительное повышение биосинтеза инозита. Ионизирующие излучения представляют для исследования физиологии клетки особый интерес, так как под их влиянием происходит угнетение различных клеточных функций в разной степени, что приводит, по крайней мере в начальной стадии, к более или менее одностороннему извращению клеточного метаболизма. Структурная и функциональная гетерогенность клетки при этом выступает особенно отчетливо (Мейсель, 1958). Близкие результаты могут быть получены и

под влиянием химических веществ, имитирующих действие проникающей радиации (так называемых радиомиметических веществ). Антибиотики, антиметаболиты и различные ферментные ингибиторы также прежде всего воздействуют на одну или несколько совершенно определенных функций микробной клетки.

Несмотря на очевидную некоторую эмансипированность отдельных сторон клеточной жизнедеятельности, биохимические процессы и основные функции клетки более или менее тесно между собой связаны и сопряжены как при нормальном, так и патологическом функционировании клетки. Нарушение в одном из звеньев метаболизма ведет, в конечном счете, к сдвигам во всем обмене веществ, что находит свое отражение и в структурной перестройке клетки (Мейсель, 1950). Регулирующая и координирующая деятельность клетки как целостной системы особенно отчетливо может быть обнаружена при наблюдении за окислительно-восстановительной и адсорбционно-десорбционной активностью митохондрий, прижизненно окрашенных зеленым янусом. Эти процессы осуществляются во всех митохондриях клетки синхронно, как в единой, связанной между собой системе.

ВЫВОДЫ

1. Структурно-функциональная гетерогенность присуща не только тканевым клеткам высших организмов, но и микробным клеткам, в том числе и бактериальным.

2. Дифференциация клеточного тела на цитоплазму и ядро характерна и для истинных бактерий. Особенно отчетливо такая дифференциация выявляется при витальном люминесцентно-микроскопическом исследовании (флуорохром акридин оранжевый).

3. Прижизненное флуорохромирование берберин-сульфатом выявляет у бактерий митохондриеподобные образования, блокирование которых этим алкалоидом приводит также как и у дрожжей к снижению окислительных процессов и окислительного фосфорилирования.

4. Воздействие различными физическими и химическими агентами на микроорганизмы, особенно ионизирующими излучениями и радиомиметическими веществами, обнаруживает относительно селективный их эффект на отдельные клеточные функции и звенья обмена веществ.

5. Некоторая относительная самостоятельность клеточных функций в основе которой лежит гетерогенность структурной организации клетки, в нормальных условиях координируется клеткой как единой целостной системой.

ЛИТЕРАТУРА

- Гальцова Р. Д., Мейсель М. Н. и Селиверстова Л. А. Изменение в стерильном обмене дрожжевых организмов под влиянием рентгеновых лучей. Докл. АН СССР, 1954, т. 98, стр. 1013.
- Имшенецкий А. А. Строение бактерий. Изд-во АН СССР, 1940.
- Имшенецкий А. А. О ядерном аппарате у бактерий. Микробиология, 1945, т. 14, вып. 2, стр. 65.
- Имшенецкий А. А. Об артефактах, принятых за ядра у бактерий. Микробиология, 1948, т. 17, вып. 3.
- Имшенецкий А. А. Рецензия. Пешков М. А. Цитология бактерий. Изд-во АН СССР, М., 1955. Микробиология, 1956, т. 25, вып. 4, стр. 508.
- Мейсель М. Н. Изменение хондриосом дрожжевых организмов при дыхании и брожении. Докл. АН СССР, 1938, т. 20, стр. 481.

- Мейсель М. Н. Функциональная морфология дрожжевых организмов. Изд-во АН СССР, М., 1950.
- Мейсель М. Н. Ионизирующие излучения и клеточный метаболизм. В сб.: «Радиобиология». Тр. Всес. научно-техн. конф. по применению радиоактивных изотопов и излучений в народном хозяйстве и науке, 4—12 апреля 1957 г., Изд-во АН СССР, М., 1958.
- Мейсель М. Н. и Кондратьева Т. М. Хондриосомный аппарат в клетках низших растительных организмов. Микробиология, 1945, т. 14, вып. 4, стр. 244.
- Мейсель М. Н. и Корчагин В. Б. Люминесцентно-микроскопическое выявление нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1952, т. 33, вып. 3, стр. 49.
- Мейсель М. Н., Помощникова Н. А. и Соколова Т. С. Влияние блокирования внутриклеточных структур на радиустойчивость клеток. Докл. АН СССР, 1957, т. 117, стр. 142.
- Мейсель М. Н., Помощникова Н. А. и Шавловский Ю. М. Угнетение дыхательной активности клетки при избирательном блокировании хондриосом. Докл. АН СССР, 1950, т. 70, стр. 1065.
- Пешков М. А. Цитология бактерий. Изд-во АН СССР, 1955.
- Селиверстова Л. А. Увеличение синтеза и накопления инозита дрожжевыми организмами под влиянием рентгеновского облучения. Микробиология, 1958, т. XXVII, вып. 5, стр. 577.
- Brachet J. et Leener R. Recherches sur des particules, cytoplasmiques de dimensions macromoleculaires riches en acide pentosenucleique. Enzymologia, 1944, v. 11, p. 196.
- Chatrenne H. Recherches sur des particules cytoplasmiques des dimensions macromoleculaires riches en acide pentosenucleique. II. Relations avec ferments respiratoires. Enzymologia, 1944, v. 11, p. 213.
- Ephrussi B., Hottinguer H. et Chimenes A. M. Action de l'acridine sur les levures. I La mutation «petite colonie». Ann. Inst. Pasteur, 1949, v. 76, p. 351.
- Gale E. Biochemical organization of the bacterial cell. Proceed Roy. Soc. (London), 1957, v. 146, p. 166.
- Gale E. a. Folkes J. The assimilation of labelled amino acids by disrupted staphylococcal cells. Biochem. J. 1955, v. 59, p. 660.
- Krieg A. Fluoreszenzmikroskopischer Nachweis von Kernäquivalenten in Bakterien. Naturwissensch., 1953a, v. 40, p. 414.
- Krieg A. Nachweis Kernäquivalenter Strukturen bei Bakterien «in vivo». Zeitschr. Hyg. Infektion. Krankh., 1953b, B. 138, S. 357.
- Krieg A. Nachweis Kernäquivalenten Strukturen bei Bakterien «in vivo». Zeitschr. Hyg. Infektion. Krankh., 1954a, B. 139, S. 61.
- Krieg A. Zur Zytologie und Enzymatik der Bakterien. Zeitschr. Naturforschg., 1954b, B. 9, S. 342.
- Linnane A. W. a. Still J. L. Respiring mitochondria from baker's yeast, Arch. Biochem. Biophys., 1955, v. 56, p. 264.
- Mudd S. Cytology of Bacteria. Ann. Rev. Mikrobiol., 1954, v. 8, p. 1.
- Nossal P. M., Keech D. B. a. Morton D. I. Respiratory granules in micro-organisms. Biochim. Biophys. Acta, 1956, B. 22, S. 412.
- Schuler R. Die vitale Darstellung der Chromatinstrukturen von Bacterium coli mit Hilfe des Fluoreszenzmikroskopes. Naturwissenschaften, 1952, B. 39, S. 90.
- Schuler R. Die vitale Darstellung der Chromatinstrukturen von «Bacterium coli» mit Hilfe des Fluoreszenzmikroskopes. Arch. Protistenkunde, 1954, B. 99, S. 227.
- Slonimski P. P. et Ephrussi B. Action de l'acridine sur les levures. V Les systemes des cytochromes des mutants «petite colonie». Ann. Inst. Pasteur, 1949, v. 77, p. 47.
- Spiegelman S. Protein synthesis in protoplasts. In CIBA Foundation symposium on ionizing radiations and cell metabolism. London, 1956.

Н. Д. Иерусалимский

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РОСТА И РАЗВИТИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

(Институт микробиологии АН СССР)

Для управления деятельностью микроорганизмов в производстве и выяснения роли, выполняемой ими в естественных условиях, необходимо всестороннее изучение их свойств, в том числе закономерностей роста и развития. В эти понятия часто вкладывается не вполне одинаковый смысл. Под ростом, вообще говоря, подразумевается увеличение биомассы организма за счет усвоенных им питательных веществ, а под развитием — изменение его морфо-физиологических свойств в процессе прохождения жизненного цикла.

РОСТ МИКРООРГАНИЗМОВ

Основные показатели роста. У одноклеточных организмов следует различать рост в точном смысле этого слова, выражающийся в увеличении размеров клетки, и рост целой культуры (популяции), под которым подразумевается увеличение ее суммарной биомассы не только за счет роста клеток, но и за счет их размножения (путем деления, почкования, сегментации и пр.). В некоторые периоды происходит рост клеток без размножения (например, в начальной лаг-фазе роста бактериальных культур), в других случаях преобладает размножение, как это бывает во время распада мицелия актиномицетов на мелкие клеточные элементы. Необходимо при этом заметить, что выражение «рост культуры» применяют в широком (так сказать, алгебраическом) значении слова, охватывая им увеличение размеров или общего количества клеток и уменьшение размеров. В последнем случае говорят об «отрицательном росте».

Основной показатель роста культуры — это величина («урожай») ее биомассы. Биомассу культуры измеряют и выражают по-разному: весовыми и объемными единицами, условными показаниями нефелометра, количеством азота, содержащегося во всей массе клеток и, наконец, численностью клеток. Последний, особенно часто применяемый, способ допустим тогда, когда размеры клеток колеблются в сравнительно узких пределах.

Важным показателем является также скорость роста культуры: 1) общая, или валовая, т. е. суммарный прирост ее биомассы за 1 час или другую единицу времени, и 2) удельная, или истинная скорость (называемая иногда интенсивностью роста), под которой подразумевается при-

рост единицы биомассы за 1 час. Обозначив биомассу через m , время через t , валовую скорость роста через v и истинную скорость через c , получим следующие уравнения:

$$v = \frac{dm}{dt} = cm; \quad (1)$$

$$c = \frac{dm}{dt} \cdot \frac{1}{m} = \frac{d \ln m}{dt}. \quad (2)$$

По мере увеличения биомассы культуры (m), валовая скорость непрерывно повышается (уравнение 1). Непостоянна и истинная скорость. Поэтому обычно приходится пользоваться средними величинами, вычисляя их по следующим формулам:

$$v_{\text{ср}} = \frac{m_1 - m_0}{t_1 - t_0}; \quad (3)$$

$$c_{\text{ср}} = \frac{\ln m_1 - \ln m_0}{t_1 - t_0} = \frac{2.3 (\lg m_1 - \lg m_0)}{t_1 - t_0}. \quad (4)$$

Здесь m_0 обозначает биомассу в начале и m_1 — в конце промежутка времени ($t_1 - t_0$).

Различия между валовой и истинной скоростью можно наглядно уяснить из следующей схемы. На рис. 1 А показан прирост, даваемый единицей биомассы в течение 10 небольших отрезков времени. Пусть, например, каждый такой отрезок равен 0,2 часа (α), а прирост в течение него составляет 0,1386 от начальной биомассы, принимаемой за единицу. При этих условиях за каждый час будет нарастать по $0,1386 \times 5 = 0,693$.

Следовательно, истинная скорость роста $c = 0,693$. Если бы вновь образующийся прирост биомассы был лишен способности к росту, то валовая скорость роста (v) была бы также равна 0,693.

В действительности же чаще происходит так, как показано на рис. 1 Б. А именно, вновь образовавшаяся биомасса по мере своего появления включается в общий ростовой процесс. Благодаря этому масса растущих клеток непрерывно увеличивается, а вместе с ней увеличивается и валовая скорость роста. Через пять отрезков времени (т. е. через 1 час) валовой прирост достигнет единицы и, следовательно, биомасса удвоится. За следующий час прирост составит две единицы. В течение 3-го часа (на схеме этого не показано) прирост выразится уже четырьмя единицами и т. д. Таким образом, биомасса культуры будет возрастать в геометрической прогрессии, удваиваясь каждый час, хотя часовой прирост единицы биомассы остается все время одним и тем же (0,693).

Отсюда понятно, что по валовому приросту нельзя непосредственно судить о продуктивности (интенсивности) роста начальной биомассы. Между тем такую ошибку иногда допускают.

Существуют еще два показателя роста культуры. Это — средняя продолжительность одной генерации, т. е. время удвоения биомассы (g) и обратная ей величина — количество генераций, происходящих за 1 час ($n = \frac{1}{g}$). Соответствующие математические выражения для них

можно получить из уравнения (4), приняв, что за время $g = t_1 - t_0$ величина m_1 стала равна $2 m_0$:

$$g = \frac{2.3 \lg 2}{c} = \frac{0.693}{c}; \quad (5)$$

$$n = \frac{c}{0.693} = 1.44 c. \quad (6)$$

Из уравнений (5) и (6) следует, что продолжительность генерации обратно пропорциональна скорости роста, а число генераций за единицу времени прямо пропорционально ей.

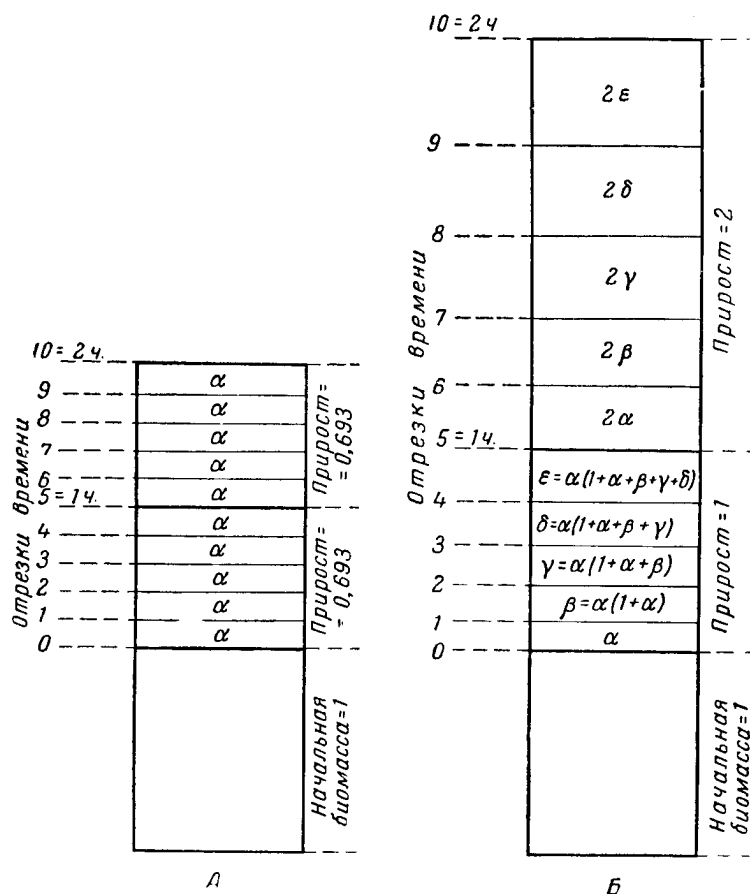


Рис. 1. Схема истинной (А) и валовой (Б) скорости роста:

α — прирост, даваемый одной начальной биомассой за каждый отрезок времени, равный 0,2 часа; β , γ , δ , ϵ , 2α , 2β , 2γ , 2δ , 2ϵ — фактический валовой прирост за последовательные отрезки времени, равные каждый 0,2 часа.

Если величина c неизвестна, то продолжительность генерации можно вычислить непосредственно по следующей формуле, получаемой путем подстановки в уравнение (5) значения c из уравнения (4):

$$g = \frac{\lg 2 (t_1 - t_0)}{\lg m_1 - \lg m_0} = \frac{0.3 (t_1 - t_0)}{\lg m_1 - \lg m_0}. \quad (7)$$

Число генераций за 1 час, соответственно, выразится так:

$$n = \frac{3,32 (\lg m_1 - \lg m_0)}{t_1 - t_0}. \quad (7a)$$

Слейтор (Slator, 1916) ввел представление о константе роста микробных культур, т. е. той самой, которая в уравнении (1) обозначена через s . В дальнейшем аналогичная константа применялась и многими другими исследователями (Мопод, 1942). Однако некоторые из них (в том числе и сам Слейтор) считали ее условным математическим коэффициентом, лишенным какого-либо определенного физического смысла (Rahn, 1932). В связи с этим указанные авторы предпочитали характеризовать скорость роста культуры количеством генераций, происходящих за 1 час. Такой прием допустим, так как число генераций (n) пропорционально скорости роста (уравнение 6). Однако при этом получаются завышенные данные, что видно из уравнения (6), а также из схемы на рис. 1, где биомасса каждый час удваивается и, значит, число генераций за 1 час $n=1$, между тем как истинная скорость роста $s=0,693$.

Что касается упомянутой константы (вещественный смысл которой был разъяснен, в частности, Шмальгаузен, 1935), то она является не менее реальным понятием, чем число генераций. Она означает истинную скорость роста, т. е. часовой прирост, даваемый каждой единицей биомассы.

Существует по крайней мере два различных типа роста микробных культур. При первом типе скорость роста непрерывно изменяется в большую или меньшую сторону; при втором — она остается постоянной.

Рост с переменной скоростью. Наблюдается при обычном выращивании микробов в замкнутом объеме среды. В этом случае рост характеризуется следующим уравнением:

$$m_1 = m_0 e^{ct}. \quad (8)$$

Как и раньше, под m_1 и m_0 здесь подразумеваются величины биомассы в конце и начале отрезка времени t ; $e=2,718...$ — основание натуральных логарифмов.

Величина s непостоянна. В течение лаг-фазы, наступающей после посева микробов в свежую среду, она постепенно повышается. Это объясняется улучшением состава среды под влиянием жизнедеятельности микроорганизмов, а также переходом их от покоящегося состояния к активному росту и размножению.

Достигнув максимума, s в течение нескольких часов держится почти на одном уровне, в связи с чем биомасса возрастает в геометрической прогрессии, увеличиваясь каждый час в e^s раз (уравнение 8). По традиции этот период неправильно называется «логарифмической фазой роста» (Rahn, 1932). В действительности рост в это время выражается не логарифмическим, а экспоненциальным уравнением, где время стоит в показателе степени (экспоненте). Поэтому и рост следовало бы называть «экспоненциальным» (Шмальгаузен, 1935).

В дальнейшем удельная скорость роста (s) начинает постепенно падать, пока не достигнет нуля. С этого момента видимый прирост биомассы прекращается и наступает максимальная стационарная фаза. Отсутствие видимого роста зависит, с одной стороны, от перехода микроорганизмов в покоящееся состояние, а с другой — от подвижного равновесия между новообразованием и отмиранием клеток.

В заключительной фазе развития отмирание берет перевес, и биомасса культуры уменьшается.

Таким образом, рост культуры распадается на четыре основные фазы: лаг-фазу, логарифмическую, стационарную и фазу вымирания. Между ними некоторые авторы включают еще промежуточные фазы. Замедление роста культуры зависит от трех факторов: 1) от понижения концентрации питательных веществ вследствие их потребления микроорганизмами; 2) от накопления в среде вредных продуктов обмена; 3) от уплотнения микробной популяции.

Влияние концентрации отдельных питательных ингредиентов на скорость роста культуры лежит в основе широко применяемых методов

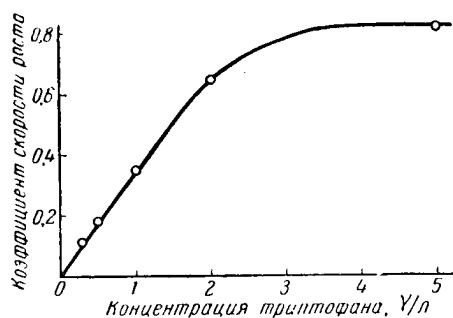


Рис. 2. Влияние концентрации триптофана на скорость роста культуры *E. coli* В/1 = t (Novick, 1955).

определения аминокислот и витаминов. Если концентрация этих веществ не достигла известного порога, микроорганизмы вовсе не отзываются на их присутствие. Если концентрация переваливает за известный предел, то скорость роста, достигнув возможного «потолка», больше уже не будет повышаться (Norick, 1955). В промежутке же между минимумом и максимумом скорость роста находится в прямой зависимости от концентрации данного вещества (см., например, данные для триптофана, рис. 2).

Накапливающиеся в среде продукты обмена могут служить второй причиной замедления скорости роста. Такое влияние оказывает, например, подкисление среды образующимися кислотами (табл. 1).

Таблица 1

Влияние pH на скорость роста и бродильную активность *Cl. acetobutylicum* в острых (2—3 ч) опытах

pH среды	Удельная скорость роста (с)	Средняя скорость газовыд. линия в пересчете на одну клетку, 10^{-9} мл/час	pH среды	Удельная скорость роста (с)	Средняя скорость газовыделения в пересчете на одну клетку, 10^{-9} мл/час
3,7	0	0,1	4,8	0,126	1,5
3,85	0,004	0,5	5,0	0,153	1,8
3,9	0,012	0,5	5,4	0,202	1,7
4,0	0,032	0,7	5,7	0,240	1,7
4,3	0,073	0,9	6,1	0,493	1,6
4,45	0,078	1,2	6,8	0,071	0,9

И наконец, повышение плотности микробной популяции также ведет к понижению скорости роста и размножения клеток. Дело в том, что обмен веществ у микроорганизмов протекает в очень бурных темпах, между тем как приток к ним питательных веществ и отток от них продуктов обмена осуществляется главным образом за счет диффузии — процесса, значительно более медленного. Естественно, что при тесном расположении клеток в окружающих их микроразонах создаются недостаток пита-

тельных компонентов и повышенная концентрация продуктов обмена, что мешает их нормальной жизнедеятельности и росту. В литературе есть немало указаний на то, что фильтрат из-под старых, переставших размножаться культур пригоден для развития повторно засеянного в него небольшого количества клеток (Henrici, 1928). Для предотвращения роста культуры в острых опытах применяются густые суспензии клеток. Так, например, при внесении культуры *B. Delbrückii* в полноценную среду в количестве $5 \cdot 10^8$ клеток на 1 мл размножения их не наблюдается, тогда как при засеве менее $1 \cdot 10^8$ /мл клеток последние нормально растут и размножаются (Канунникова, 1948).

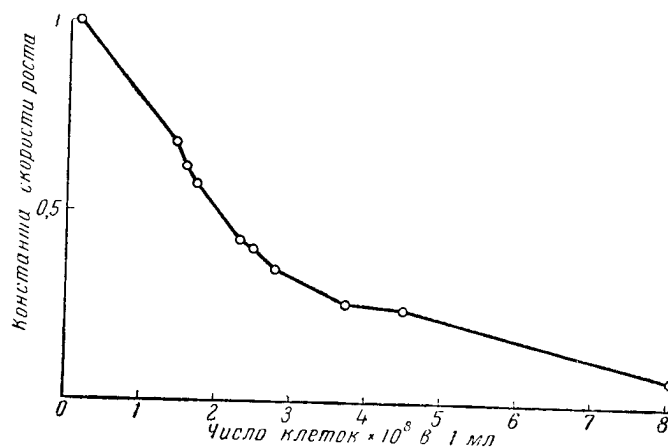


Рис. 3. Зависимость скорости роста от плотности популяции

Таким образом, увеличение биомассы культуры само по себе может служить фактором, понижающим скорость роста. Два других тормозящих рост фактора (исчерпание питательных веществ и накопление продуктов обмена) являются, в свою очередь, следствием нарастания биомассы культуры. Это дает право сказать, что замедление роста культуры прямо или косвенно связано с увеличением ее биомассы и, следовательно, скорость роста является обратной функцией биомассы:

$$c = f(m). \quad (9)$$

В качестве иллюстрации на рис. 3 приведены данные нашей лаборатории о влиянии численности культуры *Propionibac. Shermanii* на скорость ее роста.

Так, мы выяснили вопрос о влиянии окружающих условий на скорость роста культуры. Что касается ее окончательного урожая, то независимо от того, какова была начальная скорость, развитие культуры продолжится до тех пор, пока условия среды не сделают невозможным ее дальнейшую жизнедеятельность. Это может быть связано с исчерпанием запасов каких-нибудь веществ, находившихся в минимуме, с падением pH и пр. В зависимости от состава среды решающую роль могут сыграть либо те, либо другие факторы.

Делали немало попыток охватить весь процесс роста культуры одной математической формулой. Но все предложенные формулы более или менее точно отражают положение вещей только в отдельных конкрет-

ных случаях. Рост культуры управляется столь сложным и непостоянным комплексом факторов, что попытки выразить его одним универсальным уравнением заранее обречены на неудачу.

Рост с постоянной скоростью. Суммарная биомасса клеток остается более или менее постоянной. Это связано с тем, что часть клеток непрерывно «выбывает из игры», однако убыль их компенсируется образованием новых клеток. На короткий срок такое равновесие устанавливается во время стационарной фазы роста обычных культур. В более четкой форме это наблюдается в проточных культурах с непрерывно обновляемой средой. Нечто подобное происходит и в природных условиях (в почвах, водоемах), где наряду с размножением микроорганизмы вымирают или поедаются протистами. Если при этом численность клеток и не остается строго постоянной, то изменяется лишь крайне медленно в связи с сезонной или суточной цикличностью условий обитания.

В упомянутых случаях, кроме скорости роста (c), необходимо еще учитывать противоположную ей величину — скорость выбывания клеток (r). Приведенные выше уравнения при этом сохраняют свою силу с той лишь поправкой, что, вместо действительной скорости роста, в них должна стоять кажущаяся скорость, которая равна разности между приростом и убылью микробов ($c-r$). Величину биомассы в данном случае целесообразно обозначить как-то иначе, например через x . Тогда получатся следующие уравнения.

Для учета изменения численности клеток за единицу времени (путем преобразования уравнения 1):

$$\frac{dx}{dt} = (c - r) x. \quad (10)$$

Для вычисления ожидаемой численности клеток по истечении времени t (путем преобразования уравнения 8):

$$x_1 = x_0 e^{(c-r)t}. \quad (11)$$

Для вычисления истинной скорости роста (c) и скорости выбывания клеток r (путем преобразования уравнения 4):

$$c = r + \frac{2,3 (\lg x_1 - \lg x_0)}{t_1 - t_0}; \quad (12)$$

$$r = c - \frac{2,3 (\lg x_1 - \lg x_0)}{t_1 - t_0}. \quad (12a)$$

Вычислив по уравнению (12) истинную скорость роста, можно, в случае надобности, узнать и продолжительность одной генерации согласно уравнению (5).

Когда $c=r$, численность культуры держится на постоянном уровне, так как $\frac{dx}{dt}=0$ (уравнение 10) и $x_1=x_0$ (уравнение 11).

При проточном методе культивирования в сосуд для выращивания микроорганизмов (культиватор) непрерывным током поступает питательная среда, а наружу из него удаляется такое же количество культуральной жидкости. В некоторых модификациях микробные клетки при

помощи фильтра удерживаются внутри культиватора, в других же — культуральная жидкость вытекает вместе с клетками.

В первом случае численность популяции непрерывно возрастает до тех пор, пока не достигнет наивысшего предела, возможного при данном составе среды. После этого наступает нечто вроде стационарной фазы и устанавливается подвижное равновесие между новообразованием и отмиранием клеток. В результате этого количество жизнеспособных клеток держится на одном уровне, в то время как общая численность их возрастает с постоянной скоростью по прямой наклонной линии:

$$x = cx_0 t. \quad (13)$$

Здесь под величиной x подразумевается общая численность клеток, а под x_0 — численность живых клеток.

Для культуры кишечной палочки подобные данные были получены Брауном (Braun, 1953) и другими авторами. В нашей лаборатории Рукина выращивала культуру *Cl. saccharobutyricum* в коллоидных гильзах, погруженных в периодически обновляемую питательную среду. Количество жизнеспособных клеток достигало $1000—1400 \cdot 10^6$ в 1 мл и более уже не повышалось, а общее число клеток непрерывно возрастало (рис. 4).

При втором способе проточного культивирования часть клеток уносится током жидкости; поэтому численность их не может достигнуть своего максимума. В этом случае уровень, на котором устанавливается численность популяции, зависит от соотношения между скоростью размножения микроорганизмов (c) и скоростью разбавления культуры поступающей в ней средой (r):

$$r = \frac{F}{v}, \quad (14)$$

где F обозначает скорость подачи среды в культиватор (в мл/час), а v — объем жидкости в культиваторе (в мл).

Как следует из уравнений (10) и (11), при $c > r$ численность клеток будет повышаться, при $c < r$ — уменьшаться и при $c = r$ она будет держаться на постоянном уровне.

Необходимо напомнить, что скорость роста и размножения клеток является обратной функцией численности популяции (уравнение 9). Когда в результате замедления потока среды численность клеток начнет повышаться, это, в свою очередь, вызовет замедление скорости роста, пока она не уравнивается со скоростью разбавления культуры ($c = r$). После этого численность популяции больше не будет повышаться и установится на постоянном уровне. При ускорении потока среды картина будет

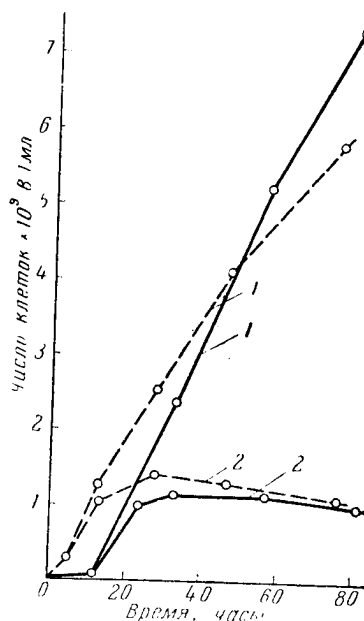


Рис. 4. Рост культуры *Cl. saccharobutyricum* в коллоидных гильзах, погруженных в проточную глюкозо-пептонную среду:

1 — общая численность клеток; 2 — численность жизнеспособных (Грам +) клеток; пунктирная линия — опыт I; сплошная — опыт II.

обратной: численность популяции упадет до какого-то более низкого уровня, на котором и задержится. Таким образом, рост проточной культуры является саморегулирующимся процессом. Установив соответствующую скорость потока жидкости, можно удерживать численность культуры на желаемом уровне (если, конечно, скорость подачи среды не превысит максимальную скорость роста, на которую способны данные микроорганизмы при данном составе среды).

Таблица 2

Влияние скорости потока на численность и удельную скорость роста проточной культуры *Prop. Shermanii*

Время, часы	Скорость потока, мл/час (при объеме культиватора 25 мл)	Численность клеток, 10^6 в 1 мл	Удельная скорость роста (c)
0 - 40	9,5—11,5	230—300	0,40—0,44
46 - 70	15—17	150—177	0,60—0,67
116—140	22—25	11—22	0,90—1,00

В качестве иллюстрации в табл. 2 приведены соответствующие данные для проточной культуры *Prop. Shermanii* (полученные Нероновой), а на рис. 5 — для *Cl. acetobutylicum* (полученные Пинаевой). Уже через 2—3 часа после изменения скорости потока численность клеток снова устанавливается на постоянном уровне.

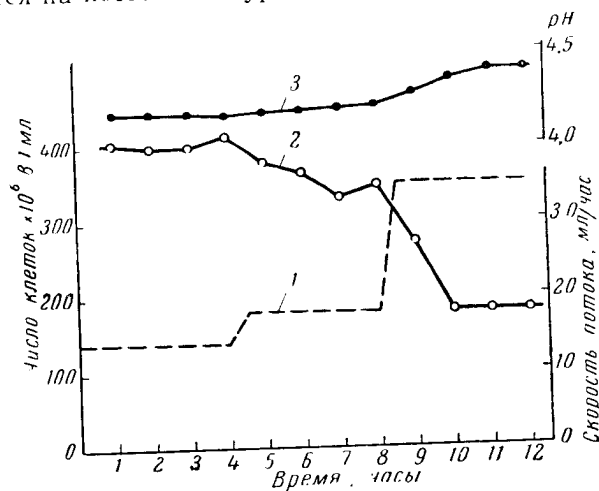


Рис. 5. Влияние скорости подачи среды на численность клеток в проточной культуре *Cl. acetobutylicum*:

1 — скорость потока среды; 2 — численность клеток; 3 — pH.

Чтобы иметь возможность измерить скорость роста бактерий в природных условиях, необходимо устранить действие истребляющих их факторов. Так, например, взятую из водоемов воду освобождают от зоопланктона путем фильтрования через крупнопористые мембранные фильтры. Измерив численность бактерий сразу после фильтрования и после нескольких часов выдерживания, легко высчитать по уравнению (1) величину c — часовой прирост единицы бактериальной биомассы,

а отсюда (путем умножения на 24) и суточный коэффициент продукции Р/В. Зная величину (c), можно по формуле (12а) вычислить также r — коэффициент выедания бактерий зоопланктоном, измерив с этой целью динамику численности популяции в нефильтрованной воде. Необходимо, однако, заметить, что при вычислении коэффициента Р/В и коэффициента выедания бактерий нередко исходят не из истинной скорости роста (c), а из числа генераций (n), что дает неточные результаты (см. уравнение 6). Было бы более грубой ошибкой исходить в указанных расчетах из валового прироста численности бактерий в воде, освобожденной от зоопланктона (см. пояснения к рис. 1).

РАЗВИТИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ

Понятие «развитие» охватывает комплекс морфологических и физиологических изменений, происходящих в течение жизни организма. Учесть все эти крайне многочисленные и разнообразные изменения практически невозможно, да в этом и нет особой необходимости. Предметом исследования обычно служат отдельные стороны этого сложного комплекса. В качестве примера остановимся более подробно на процессе спорообразования у бактерий.

Физиология спорообразования. Образование спор связано с серьезными структурными перестройками клетки, в частности с нуклеоидного аппарата (Имшенецкий, 1940; Пешков, 1955). Некоторые авторы (Bisset, 1950) видели даже в этом аналогию внутриклеточного (автогамного) полового процесса. И хотя автогамия не подтвердилась, остается несомненным, что в спорогенное зерно, а затем и в спор попадает только часть клеточного содержимого, остальная же часть отмирает и лизируется. Вода в спорах находится в прочно связанном состоянии (Williams, Lamanna и др., 1952), хотя ее там и не меньше, чем в вегетативных клетках, как это думали раньше. Споры содержат повышенное количество кальция. В присутствии цистина включение кальция в клетки *B. megaterium* задерживается и спорообразование нарушается (Vinter, 1956, 1957).

Специфической особенностью спор является также то, что в них содержится дипикотиновая (пиридин-2,6-дикарбоксильная) кислота. По увеличению ее количества в культуре можно следить за ходом спорообразования (Powell, 1953; Halvorson, 1957). Ферменты в спорах находятся в неактивном состоянии. Обмен веществ у них, по-видимому, отсутствует, они очень устойчивы к неблагоприятным внешним воздействиям.

Вопрос об условиях, вызывающих спорообразование, дискутируется очень давно (историю вопроса см. Williams и др., 1952). По накопившимся к настоящему времени данным можно полагать, что споры образуются в биологически полноценных клетках в ответ на постепенное исчезновение источников С или N (Grelet, 1957). Влияет также и накопление некоторых продуктов обмена.

При изучении влияния факторов среды на микробную культуру необходимо иметь в виду, что она состоит из физиологически неравноценных клеток. Поэтому о значении данного фактора судят по тому, увеличивает он или уменьшает относительную численность каких-либо форм в составе популяции (например, процент спорообразующих форм или количество жизнеспособных клеток).

При выращивании маслянокислых бактерий в коллоидных гильзах, погруженных в среды того или иного состава, нами было показано

(Иерусалимский и Рукина, 1956), что для их спорообразования необходима трехкратная смена определенных сред (табл. 3). Вторая среда стимулирует переход вегетативных клеток в предспоровые формы, третья среда — превращение последних в зрелые споры. Поэтому можно говорить о трех физиологических стадиях, лежащих в основе видимых морфологических этапов спорообразования.

Таблица 3

Влияние состава и смены сред на спорообразование *Cl. saccharobutyricum* в коллоидных гильзах

Состав* и последовательность сред			Число опытов	Общее число клеток, 10^6 в 1 мл	Предспоровые формы		Споры	
I	II	III			10^6 в 1 мл	среднее к общему числу, %	10^6 в 1 мл	среднее к предспоровым формам, %
II	—	—	7	3200—6200	400—800	16	40—200	18
II	Г	—	5	880—1200	600—840	74	100—280	24
II	Г	Вода	7	780—1090	560—800	76	200—480	52
II	ГК	»	6	980—1300	700—920	74	520—720	74

* II — пептоно-глюкозная среда; Г — безазотистая фосфатно-глюкозная среда; ГК — та же среда с добавлением по 0,2% уксусной и масляной кислот.

Чтобы иметь возможность наблюдать за развитием отдельных клеток, нами в дальнейшем был разработан особый тип проточных микрокамер, помещаемых на предметный столик микроскопа. Сверху микрокамера закрывается покровным стеклышком. На нижнюю поверхность его зараннее помещаются бактериальные споры, которые закрепляются там тонкой пленкой нитроцеллюлозы по способу, предложенному Стрешинским (1958). Камера заполняется средой, которая по мере надобности сменяется.

Для прорастания спор необходима полноценная питательная среда. Однако и в этих условиях обнаруживаются индивидуальные различия между спорами. Некоторые из них вовсе не проявляют видимых признаков развития. Лежащие по одиночке споры прорастают позже и менее дружно, чем кучно расположенные. По-видимому, в результате собственной жизнедеятельности условия среды вокруг них улучшаются (снижение окислительно-восстановительного потенциала, выделение в среду факторов роста и пр.).

Если в микрокамере держать богатую питательную среду, то выросшие из спор вегетативные клетки быстро размножаются и образуют сплошные колонии. Спорообразования при этих условиях не происходит.

Чтобы получить споры, необходимо ввести в микрокамеру среду, дефицитную по азотному питанию. Замену сред следует производить не слишком рано и не слишком поздно. У *Cl. saccharobutyricum* после смены среды большинство клеток утолщается, приобретая клостридиальную форму; в них появляются отложения гранулезы, различные без покраски. Но зрелых спор на такой среде почти не образуется. Для завершения спорообразования необходимо эту среду в надлежащее время заменить водой. При этом подавляющее большинство клостридий превращается в споры, в то время как уцелевшие вегетативные клетки дряхлеют и лизируются.

Противоположная картина наблюдается, когда в культуру, состоящую из смеси вегетативных клеток и клостридиев, снова подается богатая питательная среда. В этом случае вегетативные клетки возобновляют размножение и вскоре заполняют все поле зрения, а клостридиальные формы погибают и лизируются.

Что касается спор, образовавшихся в микрокамере, то после нескольких дней выдерживания (для полного созревания) они могут быть снова пророщены и цикл развития повторен.

Подобные же результаты были нами получены с культурой *B. acetoethylicus* (рис. 6).

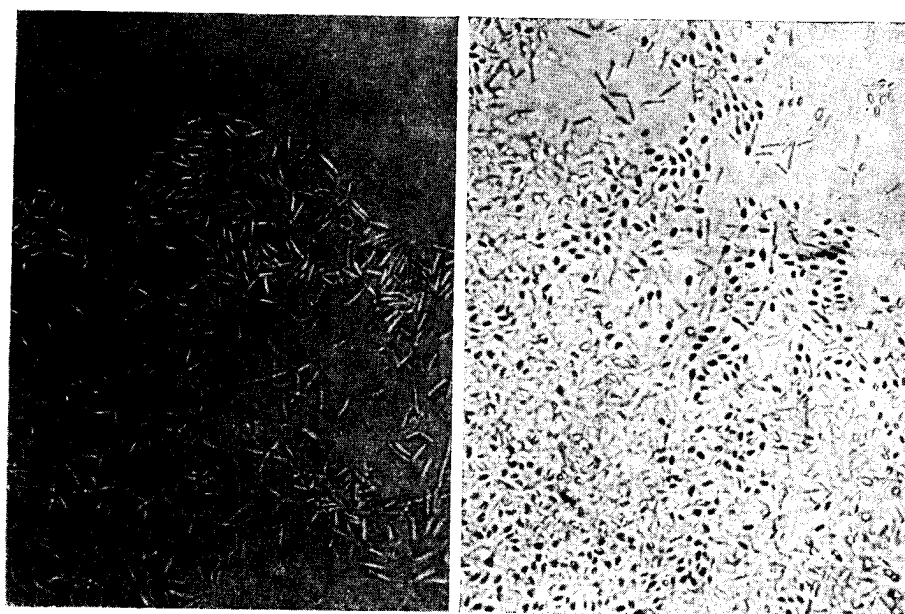


Рис. 6. Вид культуры *B. acetoethylicus* в проточной микрокамере:
А — на богатой питательной среде; Б — после замены ее безазотистой средой.

Таким образом, судьба микробных клеток определяется как их индивидуальными особенностями, так и условиями окружающей среды. Развитие необратимо: предспоровые формы либо должны превратиться в зрелые споры, либо погибнуть. Вернуться в состояние вегетативного размножения они не могут, а поэтому при обычных методах подсчета живых клеток (посевом на агар или способом предельных разведений) они будут ошибочно приняты за мертвые. Сказанное подтверждается соответствующими опытами (рис. 7).

В течение первых суток развития культуры количество живых (точнее, способных размножаться) клеток в пределах точности метода совпадает с общим числом клеток. На вторые сутки, когда часть клеток начинает отмирать, а остальные приступают к спорособразованию, количество живых клеток становится намного ниже общей численности. В дальнейшем количество живых клеток постепенно повышается, хотя говорить о возобновлении размножения культуры нет оснований. Очевидно, повышение связано с тем, что неспособные размножаться клостридии

превращаются в споры, которые на свежих средах могут прорасти и размножаться.

Вопрос о биологическом значении спор вызывает разногласия. Многие авторы не соглашаются признать их за формы, завершающие жизненный цикл бактерий (Williams, Lamanna и др., 1952). Как известно, всякий жизненный цикл заканчивается формированием особых репродуктивных клеток — половых или бесполовых, которые служат связующим звеном между двумя поколениями. От родительского организма в них переходит минимальное количество компонентов (главным образом, нуклеопротеидов), без которых следующий цикл развития не смог бы начаться и идти своим нормальным путем. Свойства, не связанные с этими компонентами, потомству не передаются и поэтому не могут считаться наследственными.

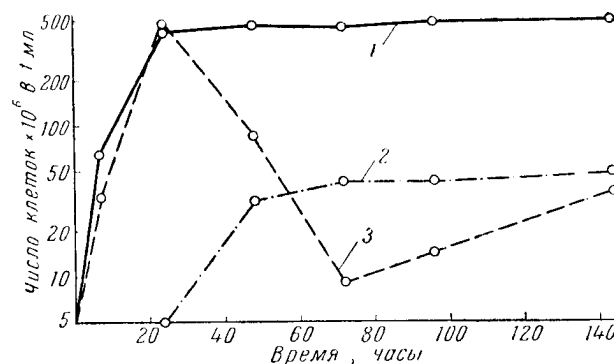


Рис. 7. Рост культуры *B. saccharobutylicum* в жидкой картофельной среде:

1 — общая численность клеток; 2 — численность предспоровых и споровых форм; 3 — численность клеток, способных давать рост при определении по методу предельных разбавлений.

Отвечают ли указанным требованиям бактериальные споры?

Как уже было отмечено, во время спорообразования в клетке происходят столь сложные перестройки, связанные с утратой большей части ее содержимого, что одно это дает основание сближать споры с репродуктивными клетками. Кроме того, не все свойства, передающиеся при вегетативном размножении (путем деления и почкования), сохраняются после спорообразования. Приведем некоторые примеры.

Как известно, адаптивные ферменты вырабатываются клеткой не сразу, в связи с чем при высеве микробов на среду с соответствующими углеводами происходит задержка роста (лаг-фаза). После того как клетка «настроится» на синтез адаптивных ферментов, приобретенная ею способность будет передаваться новым поколениям вегетативных клеток, и поэтому при следующих посевах рост культуры будет начинаться без всякой задержки. Пинаевой (1957) установлено, что подобная картина наблюдается, в частности, у *Cl. acetobutylicum* в отношении ферментов, необходимых для сбраживания ксилоты. Однако стоит лишь бактериям на ксилотной среде превратиться в споры, как повышенная способность к синтезу данных ферментов немедленно исчезает (Иерусалимский, 1957). Следовательно, повышение этой способности в данном случае не является наследственным свойством.

При непрерывном вегетативном размножении в течение 21 дня на проточной среде с 0,6% бутанола ацетоно-бутиловые бактерии стали

более устойчивыми к этому веществу (Пинаева, 1957). Но если дать культуре заспориться, а затем прорастить споры в отсутствие бутанола, то повышенная устойчивость исчезнет (табл. 4). Только после очень продолжительного (200-дневного) культивирования при постепенно возрастающих концентрациях бутанола устойчивость к нему не только достигает еще более высокого уровня, но и начинает передаваться через споры (табл. 4). Это дает право заключить, что она приобрела наследственный характер.

Таблица 4
Устойчивость к бутанолу культуры *Cl. acetobutylicum*, адаптированной
в условиях непрерывного размножения

Концентрация бутанола, %	Рост контрольной культуры	Рост культур, приучавшихся к бутанолу			
		в течение 21 дня		в течение 200 дней	
		в вегетатив- ном состоянии	после спо- рообразова- ния	в вегетатив- ном состоянии	после спо- рообразова- ния
0	++*	++	++	++	++
0,4	+	++	++	++	++
0,6	+	++	+	++	++
0,8	±	+	±	++	++
1,0	—	±	—	++	++
1,5	—	—	—	++	++
2,0	—	—	—	++	++
2,5	—	—	—	±	±

* ++ хороший рост в первые сутки; + хороший рост на вторые сутки; ± слабый рост; — отсутствие роста.

Как было показано работами И. В. Мичурина, организм на ранних стадиях своего развития наиболее пластичен и восприимчив к внешним воздействиям. В качестве покоящихся форм бактериальные споры очень устойчивы к неблагоприятным условиям. Но в момент их прорастания происходит резкий скачок: покоящаяся форма сразу превращается в юную, и следовательно, в наиболее чувствительную вегетативную клетку. Например, прорастающие споры *B. megaterium* и образовавшиеся из них первые две-три вегетативные клетки значительно менее устойчивы к норсульфазолу, чем вегетативные клетки в более поздний период своего развития (рис. 8, по данным Егоровой). Сказанное подтверждается прямыми наблюдениями за культурой в микрокамере. При внесении в нее норсульфазола начавшееся прорастание спор прекращается, тогда как вегетативные клетки продолжают размножаться.

Устойчивость прорастающих спор можно повысить, поместив их за 2—3 часа до прорастания в слабый (2 мг %-ный) раствор норсульфазола. За это время в них успевают выработаться соответствующие защитные механизмы, и после высева на чашки они обнаружат такую же высокую устойчивость к норсульфазолу, как и зрелые вегетативные клетки (рис. 8).

Изложенные выше данные подтверждают, что по своему биологическому значению бактериальные споры могут быть поставлены в один ряд с остальными репродуктивными клетками, служащими связующим звеном между родительским и дочерним поколениями.

Процесс развития и связь его с ростом. Некоторые изменения, связанные с ходом развития, носят плавный характер. Постепенно меняются, например, форма клеток и соотношение между ядром и цитоплазмой, понижается базофилия протоплазмы, усиливается или ослабевает синтез отдельных ферментов. Но эти плавно протекающие процессы время от времени приводят к более резким перестройкам живой системы.

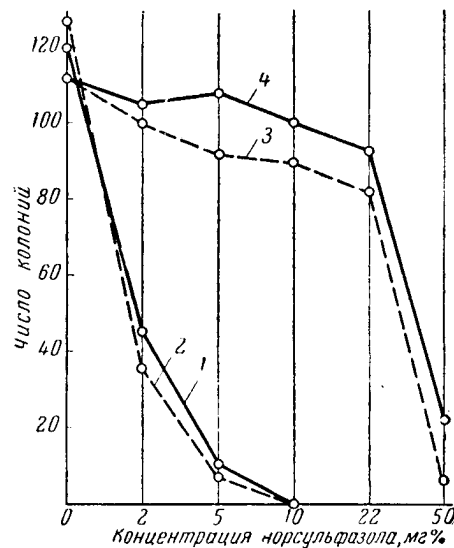


Рис. 8. Рост культуры *Cl. megaterium* на мясном агаре с различными дозами норсульфазола, высев с жидкой среды:

1 — в момент прорастания большинства спор (через 3 часа после засева в жидкость); 2 — после образования первых двух-трех вегетативных клеток (через 10 час.); 3 — после образования по 20–30 клеток из каждой споры; 4 — в момент прорастания спор, находившихся 3 часа до прорастания в среде с 2 мг% норсульфазола.

В связи с этим в клетке выпадают отсутствовавшие ранее включения (волютин, гранулеза, жир), появляется спорогенное зерно, а затем и спора, возникают новые физиологические свойства, например способность к образованию каких-либо продуктов, которые в начальный период развития не образовывались.

Такого рода более сложные процессы развития обычно распадаются на несколько последовательных ступеней или стадий. В течение каждой из них в клетке накапливаются необходимые метаболиты, создаются определенные ферментные системы, перестраиваются структуры (например, хондриосомный аппарат), которые служат местом протекания отдельных биохимических превращений и пр. Происшедшие структурно-физиологические изменения являются предпосылкой для прохождения следующей стадии развития.

Вполне понятно, что указанные физиологические перестройки должны быть связаны с изменением потребностей организма в условиях среды. Выше это было продемонстрировано на примере спорообразования у бактерий.

Первым и самым известным примером физиологических этапов развития могут служить стадийные изменения растений, происходящие в точках роста, которые лежат в основе дальнейших формообразовательных процессов (Лысенко, 1948).

Работая с микробными культурами, нельзя забывать, что они являются популяцией одноклеточных особей. Понятия «развитие культуры» и «развитие микробной особи» не совпадают между собой. Например, спорообразование у бактериальной особи начинается с появления в ней спорогенного зерна и заканчивается высвобождением зрелой споры из лизированной материнской клетки. Между тем ход развития целой бактериальной популяции характеризуется моментом появления первых спорообразующих клеток и постепенным увеличением их численности в дальнейшем. Обильное азотное питание усиливает рост, но мешает спорообразованию; при недостатке азота наблюдается обратное. Поэтому соотношение между фазами роста культуры и ходом ее развития (судя о последнем по спорообразованию) может смещаться (рис. 9).

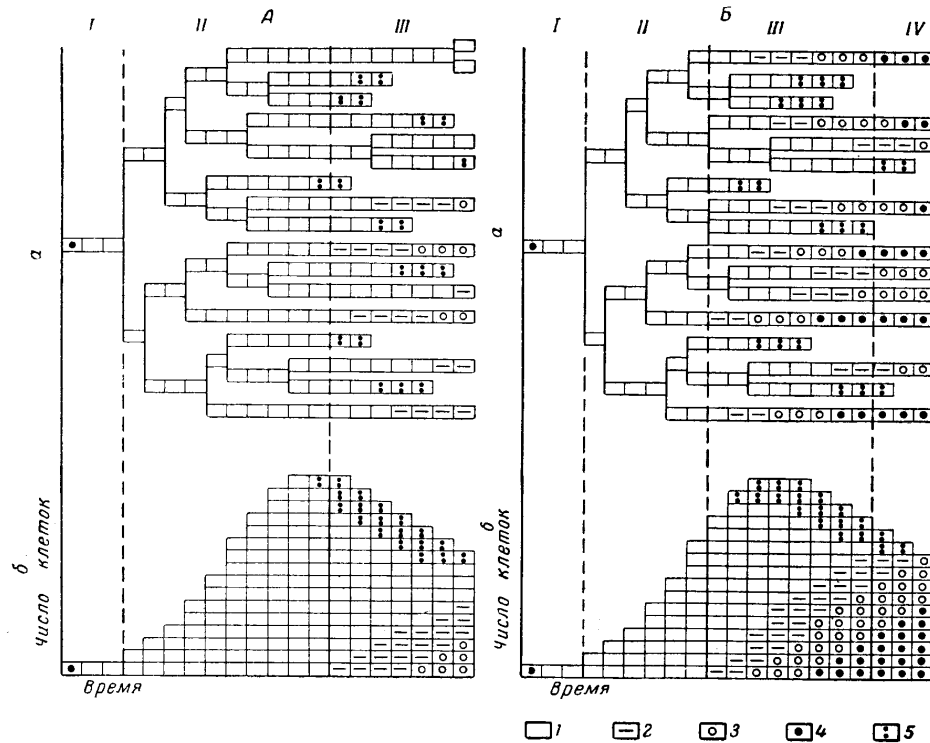


Рис. 9. Схема роста и развития двух бактериальных культур с интенсивным (А) и ослабленным (Б) спорообразованием:

а — пути развития отдельных клеток; б — суммарные данные для всей культуры. Период развития: I — эмбриональный; II — молодость; III — зрелость; IV — старость; 1 — вегетативная размножающаяся клетка; 2 — предспоровая форма; 3 — клетка с дифференцированной спорой внутри; 4 — свободная (зрелая) спора; 5 — отмирающая клетка.

Влияние условий среды на рост и физиологические процессы (например, синтез антибиотиков) также может не совпадать.

В связи с этим нельзя согласиться с попытками приурочивать появление определенных форм или приобретение культурой определенных физиологических свойств к тем или иным фазам роста (Hengici, 1928; Sherman a. Albus, 1923). Ход развития культуры должен учитываться параллельно с ростом как самостоятельный процесс. Именно из этих соображений мы в свое время (Иерусалимский, 1951а) ввели представление о четырех периодах развития культуры: 1) эмбриональный, или приспособительный; 2) молодость; 3) зрелость и 4) старость.

Начало периода зрелости культуры спорообразующих бактерий характеризуется появлением первых предспоровых форм, а конец его — исчезновением размножающихся вегетативных клеток. Начало периода зрелости падает на конец логарифмической фазы роста культуры (рис. 9,А), а заканчивается он во время фазы «отрицательного роста». На рис. 9,Б развитие культуры запаздывает: период зрелости наступает только во время стационарной фазы роста и не успевает завершиться за срок, показанный на схеме. Рост же культуры в обоих случаях идет в одинаковых темпах.

Процессы развития, ведущие к появлению новых физиологических свойств и особенностей, здесь мы рассматривать не будем. Напомним лишь в качестве примера, что при надлежащих условиях развития (но далеко не при всяких) в клетках *Cl. acetobutylicum* постепенно вырабатывается определенная ферментная система, дающая бактериям возможность образовывать ацетон и бутанол. Для фактического проявления приобретенной ими способности нужны специфические условия среды — иные, чем в период формирования этой способности (Иерусалимский, 1951 б).

Второй пример — формирование способности образовывать пенициллин у *Penicillium chrysogenum*. Молодой мицелий к этому почти не способен. В процессе развития при определенных условиях среды указанное свойство у него чрезвычайно усиливается. Но для фактического образования пенициллина нужны свои особые условия, в частности недостаток легко усвояемых источников С и N и слабощелочная реакция среды (Неронова, 1958).

На средах, благоприятных для пенициллинообразования, глубоинный мицелий не развивает конидиеносцев. На других средах в условиях глубоинного выращивания происходит обильное конидиеобразование, но синтез пенициллина при этом почти отсутствует.

Таким образом, регулирование условий среды служит ключом к управлению развитием микробных культур. При постоянных условиях среды развитие останавливается на одной точке, остаются только рост и вегетативное размножение клеток, как это бывает при проточном культивировании. При надлежащем изменении условий среды культура проходит стадии и периоды своего развития. При этом ее развитие можно направить либо по одному, либо по другому руслу.

ВЫВОДЫ

1. Рассмотрены важнейшие показатели роста микробных культур в стационарных и проточных средах, приведены формулы для вычисления скорости роста, величины биомассы культуры и продолжительности генерации.

2. Даны характеристика развития отдельных микробных особей и целых популяций (культур), а также взаимоотношение между ростом и развитием. На примере спорообразования у бактерий показаны стадийность и необратимость процесса развития.

3. Регулируя условия среды, можно управлять ростом и развитием микроорганизмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Иерусалимский Н. Д. Онтогенетическое развитие культуры маслянокислых бактерий. Микробиология, 1951а, т. 20, № 3, стр. 205—216.
- Иерусалимский Н. Д. Проблема онтогенеза бактерий и пути к ее разрешению. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, 1951б, № 1, стр. 5—43.
- Иерусалимский Н. Д. Выступление на симпозиуме. CJBA foundation: Drug resistance in microorganisms. London, 1957.
- Иерусалимский Н. Д. и Рукина Е. А. Исследование условий спорообразования у маслянокислых бактерий с помощью коллоидных гильз. Микробиология, 1956, т. 25, № 6, стр. 649—658.
- Имшенецкий А. А. Строение бактерий. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1940.
- Канунникова З. А. Изменение физиологической активности *Bact. Delbrückii*. Микробиология, 1948, т. 17, № 4, стр. 251—256.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. Сельхозгиз, 1948.
- Неронова Н. М. Влияние химической структуры углеводов на развитие и рост микелия *Pen. chrysogenum* ИНМИ-243. Микробиология, 1958, т. 27, вып. 6.
- Пешков М. А. Цитология бактерий. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1955.
- Пинаева Г. В. Приспособительная изменчивость ацетонабутиловых бактерий в условиях непрерывного размножения. Изв. АН СССР, серия биол., 1957, № 4, стр. 503—508.
- Стрешинский М. О. К методике продолжительного визуального наблюдения за бактериальной культурой. Микробиология, 1958, т. 27, № 2, стр. 250—252.
- Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Сб. «Рост животных», Биомедгиз, М.—Л., 1935.
- Bisset K. The cytology and life-history of bacteria. Edinburgh, 1950.
- Braun W. Bacterial genetics. London—Philadelphia, 1953.
- Halvorson H. Rapid and simultaneous sporulation. The Journ. appl. bact., 1957, v. 20, N 3, p. 305—314.
- Henrici A. Morphologic variation and the rate of growth of bacteria. Ch. Thomas, Illinois, 1928.
- Grelet N. Growth limitation and sporulation. The Journ. appl. bact. 1957, v. 20, N 3, p. 315—324.
- Monod J. Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes, Masson, Paris, 1942.
- Novick A. Growth of bacteria. Ann. rev. microb., 1955, v. 9, p. 99—110.
- Powell J. Isolation of dipicolinic acid (pyridine-2,6-dicarboxylic acid) from spores of *B. megaterium*. Buich., J. 1953, v. 54, p. 210.
- Rahn O. Physiology of bacteria. Blakiston, Philadelphia, 1932.
- Sherman J. M. a. Albus W. R. Physiological youth in bacteria. J. Bact., 1928, v. 8, p. 127—139.
- Slator A. The rate of growth of bacteria. Trans. Chem. Soc., 1916, v. 109, N 1, 2.
- Vinter V. Přechod vápníku do buněk a pokles proteolytické aktivity prostředí při sporulaci *Bac. megaterium*. Českoslov. Mikrobiologie, 1956, v. 1, N 4, S. 145—150.
- Vinter V. Ovlivnění tvorby spor *B. megaterium* cisteinem a cystinem. Českoslov. Mikrobiologie, 1957, v. 2, N 2, S. 80—89.
- Williams O., Lamanna C., Knaysi G. Symposium on the biology of bacterial spores. Bact. rev., 1952, v. 6, N 2.

Г. М. Френкель и М. К. Карпенко

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИМИ ПРОЦЕССАМИ У НЕКОТОРЫХ ОБЛИГАТНЫХ И ФАКУЛЬТАТИВНЫХ АНАЭРОБОВ

(Институт микробиологии АН УССР)

«Брожение и дыхание — это два краеугольных камня, на которых покоится существование всего живого мира» (Энгельгардт, 1944). Как известно, многие микроорганизмы могут удовлетворять свои энергетические потребности при помощи процессов дыхания и брожения. Это имеет большой биологический смысл. Однако изучению взаимоотношений между процессами дыхания и брожения у отдельных видов микробов в различных условиях уделялось мало внимания, хотя этот вопрос был поднят еще Пастером. Помимо выяснения биологического значения взаимоотношений между энергетическими процессами у микроорганизмов, перед исследователями открываются перспективы регулирования этих процессов в интересах практики.

Мы изучали взаимоотношения между процессами дыхания и брожения у различных микробов, применяемых в промышленных брожениях и отличающихся по наличию дыхательных ферментных систем и по их отношению к парциальному давлению кислорода воздуха.

Все биохимические исследования проводились Карпенко. Некоторые работы проведены в нашей лаборатории и другими сотрудниками (Непомнящей, Пасечник и др.).

Несмотря на то, что биохимия биологического окисления изучена достаточно детально, до настоящего времени применительно к микроорганизмам понятия дыхание и брожение разными авторами определяются по-разному. Так, Стефенсон (1951) считает, что «к микроорганизмам термин «дыхание» можно приложить лишь в самом широком его смысле и в практических целях им можно пользоваться для обозначения любой химической реакции как аэробной, так и анаэробной, при посредстве которой клетка освобождает энергию». Однако Баррон (1954) отмечает, что «нет необходимости для введения противоречивого понятия анаэробного дыхания». Михлин (1956) подчеркивает, что определять гликолиз или брожение как анаэробное дыхание неправильно. Еще Бах, Палладин и Костычев в свое время указывали на значение в дыхательном процессе оксибиотических явлений. Существенным признаком дыхания является вовлечение в этот процесс активированного молекулярного или перекисного кислорода, в то время как при брожении конечным акцептором водорода является какое-нибудь органическое вещество. Всем, конечно, известны следующие факторы: 1) при дыхании на углеводах дыхательный коэффициент равен или близок к единице; 2) для образования одного и того же количества калорий при дыхании расходуется значительно мень-

ше углеводов, чем при брожении; 3) рН при дыхании существенно не меняется, в то время как при брожении накапливаются кислоты или продукты их превращения; 4) процессы дыхания и брожения угнетаются специфическими ядами.

Процесс дыхания со всеми его перечисленными признаками, как уже упоминалось выше, описан у многих микроорганизмов, обладающих одновременно способностью к брожению. Поэтому мы считаем необходимым четко разграничить оба понятия и рассматриваем дыхание у микробов только как окислительный процесс, в который в качестве конечного акцептора водорода включается кислород. Соотношение между процессами дыхания и брожения мы изучали у облигатных анаэробов (главным образом из рода *Clostridium*), у факультативных анаэробов (молочнокислые бактерии, стафилококки, дрожжи и др.). Основные материалы по изучению этих процессов у облигатных анаэробов частично уже опубликованы (Френкель, 1956). Поглощение кислорода неразмножающимися клетками изучалось у *Cl. Welchii*, *Cl. butyricum* Prazmowsky, *Cl. acetobutylicum*, *Granulobacter pectinovorum*, *Cl. felsineum*, *Cl. sporogenes*.

Установлено, что этот процесс соответствует дыханию, так как дыхательный коэффициент равен или близок к единице, количество израсходованного углевода значительно меньше, чем при брожении, рН близок к нейтральному. При этом происходит деминерализация неорганического фосфора среды с образованием его органических соединений. Процесс угнетается специфическими ядами (Френкель и Карпенко, 1953).

Следует отметить, что у некоторых анаэробов показано наличие дыхательного процесса не только в присутствии субстратов дыхания, но и без них (эндогенное дыхание).

Все изученные нами анаэробы потребляют меньше кислорода, чем факультативные анаэробы *St. lactis*, не обладающие геминновыми дыхательными системами, и *Staph. pyogenes*, который имеет полный набор ферментных дыхательных систем.

Каков же механизм дыхания у неразмножающихся клеток анаэробов? Энгельгардт показал, что пути дыхания и брожения у дрожжей различны. При брожении идет расщепление шестичленной углеродной цепи на две триозы. При дыхании, по Энгельгардту, происходит постепенное укорочение углеродной цепи с отщеплением каждый раз по одному углеродному атому.

Для выяснения некоторых сторон механизма дыхания у анаэробов нами были применены специфические яды дыхания и брожения — NaF, 2,4-динитрофенол, NaCN. Как известно, NaF — специфический яд энлазы. Он действует также на карбоксилазу, пировиноградной кислоты, на фосфоглюкомутазу и на разные фосфатазы; 2,4-динитрофенол (ДНФ) — специфический яд фосфорилирования и, наконец, NaCN — яд дыхания. Он блокирует дыхание на 95—100%, но, как показал Варбург (Warburg, 1949), угнетает маслянокислое брожение. При этом главным образом угнетается процесс выделения водорода, но не разложения сахара.

Все примененные нами яды угнетали потребление кислорода и выделение CO_2 у всех изученных нами облигатных анаэробов. NaCN не оказывал действия на потребление кислорода неразмножающимися клетками *Strept. lactis*.

Одновременно было установлено, что яды угнетают и потребление облигатными анаэробами фосфора из среды в аэробных и анаэробных условиях (Френкель и Карпенко, 1953). Следует отметить, что яды

Г. М. Френкель и М. К. Карпенко

действуют сильнее на дыхание облигатных анаэробов, чем на дыхание факультативных.

Анализируя полученные данные, можно высказать предположение, что дыхание у облигатных анаэробов идет по такому же пути, как и брожение, во всяком случае до стадии образования триоз.

Труднее объяснить действие NaCN, который, как известно, угнетает цитохромную систему у аэробов. Если в настоящее время, по Постгейту (Postgate, 1954), отсутствие цитохромов у облигатных анаэробов не является аксиомой, то все же можно считать установленным, как показали исследования в нашей лаборатории в отношении *Cl. acetobutylicum* (Колчинская, 1957), а также данные, полученные другими исследователями, что цитохромы отсутствуют у тех анаэробов, у которых мы изучали дыхание. Таким образом, действие NaCN на дыхание изученных нами облигатных анаэробов не может быть объяснено угнетением их цитохромных дыхательных систем.

Поглощение кислорода воздуха неразмножающимися клетками облигатных анаэробов было описано рядом исследователей. Однако трактовка этого явления как процесса дыхания, выдвинутая нами, обязывала нас изучить соотношения между энергетическими процессами у облигатных анаэробов для выяснения биологического значения этих соотношений. С этой целью были поставлены опыты выращивания некоторых анаэробов (*Cl. Welchii*, *Cl. acetobutylicum*) в сосудах Варбурга в аэробных и анаэробных условиях. Четких результатов в этих опытах мы не получили.

Поэтому были поставлены исследования, которые, как нам казалось, могли дать определенные представления о потребностях изученных нами анаэробов в кислороде воздуха и о влиянии его на их бродильные свойства. В качестве моделей нам служили так называемые ослабленные формы микробов — культуры, выросшие из поврежденных прогревом при высоких температурах или другими вредными воздействиями клеток различных факультативных и облигатных анаэробов.

В нашей лаборатории (Френкель, 1948, Липшиц, 1949; Пасечник, 1951) было показано, что для роста и развития ослабленных форм — *Strept. lactis*, *Cl. Welchii*, *Cl. butyricum* и др. — требуется большая степень анаэробнозиса, чем для роста нормальных культур этих микробов. Пасечник установила, что клетки *Cl. Welchii* и *Cl. butyricum*, прогретые при сублетальных температурах, вырастают на питательных средах только при наличии некоторого количества воздуха (до 1 мм Hg в анаэроостате). Однако при большем разрежении воздуха (0,1 мм) роста культур не наблюдается.

Опыты показали, что для роста даже требовательных анаэробов, таких как поврежденные прогревом при высоких температурах, клеткам упомянутых микробов необходимы некоторые (минимальные) количества кислорода воздуха. Кислород является естественным конечным акцептором водорода при дыхании. Можно представить, что при посеве анаэробов в питательную среду еще до начала размножения они потребляют кислород воздуха в процессе дыхания. Этот процесс служит как бы толчком к началу их размножения. Нами доказано образование при этом органических соединений фосфора, который потребляется из среды при поглощении кислорода неразмножающимися клетками облигатных анаэробов. Энергию, образующуюся в процессе дыхания, мы обозначаем как «пусковую». Используя ее для начала развития в среде, анаэробы переключаются на анаэробные процессы метаболизма, т. е. на брожение.

Из наших работ, посвященных изучению соотношений тех же процессов у других микроорганизмов, в данной статье приводятся исследования дыхания и брожения у *St. lactis* и у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* — раса «МЗ» (Мироцкого завода).

Таблица 1

Дыхание и брожение *Streptococcus lactis* в течение 5 час.
роста
(в μ л O_2 и CO_2 в час)

Опыт 12. II 1957 г. на бульоне с лактозой*		Опыт 19. II 1957 г. на молоке	
O_2	CO_2	O_2	CO_2
— 9,56	+26,85	—32,68	+44,40
—19,12	+18,59	—16,80	+20,65
—23,89	+18,59	—28,94	+20,65
—22,70	+ 7,23	—34,54	+20,65
—11,95	+ 4,13	—24,27	+25,82
Всего . . . —85,22	+75,39	—137,23	+132,17
pH* конечное 5,1	4,8	6,0	5,6

* Начальное pH среды — 7,2.

Как известно, *St. lactis* не обладает геминовыми дыхательными ферментами. По нашим исследованиям, NaCN не угнетает дыхания у неразмножающихся клеток *St. lactis*.

Дыхание и брожение в процессе роста у *St. lactis* изучались в аппарате Варбурга. Средой служил мясопептонный бульон с лактозой или молоко. Во все среды добавлялся бикарбонатный буфер (Мешкова и Северин, 1950), чтобы можно было учесть молочную кислоту, образующуюся при сбраживании лактозы и вытесняющую углекислоту из буферной смеси. Отсчеты на манометрах проводились в течение 5 час. роста культуры через каждые 15—30 мин.

Результаты исследований представлены в табл. 1, где показано количество поглощенного кислорода и выделенной углекислоты, вытесняемой молочной кислотой.

Как видно из данных таблицы, на протяжении всего времени исследования растущая культура активно потребляет кислород воздуха. Одновременно идет выделение углекислоты; pH среды снижается от 7,2 до 4,8 за счет образующейся молочной кислоты.

Таким образом, на протяжении 5 час. роста у культур *St. lactis* одновременно протекают два энергетических процесса — дыхание и брожение. Очевидно, это является в определенных условиях благоприятным фактором для них, о чем свидетельствуют следующие факты, установленные в нашей лаборатории:

- 1) нами было показано, что для роста в питательных средах клеток *St. lactis*, прогретых при сублетальных температурах, важное значение имеет частичное снижение парциального давления кислорода воздуха;
- 2) при разрежении воздуха до 4 мм Hg прогретые клетки не растут на питательных средах;
- 3) в нашей лаборатории Денисовой (1954) было установлено, что

при снижении парциального давления кислорода воздуха до 100—40 мм Hg урожай культур *St. lactis* в молоке и на лактозном агаре увеличивается. При большем разрежении воздуха урожай этих культур снижается. Таким образом, для процессов жизнедеятельности *St. lactis* благоприятен частичный анаэробноз.

Исследования по соотношению процессов дыхания и брожения у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* были проведены на дрожжах отъемной расы «МЗ» (Мироцкого завода), процесс становления которой был прослежен в нашей лаборатории Непомнящей, Медвинской, Карпенко и Тевилевич.

В настоящем сообщении приводятся данные по изучению дыхания и брожения у активных и малоактивных культур этих дрожжей, отобранных Непомнящей и Тевилевич из заводских дрожжей расы «МЗ». Оба процесса изучались при росте дрожжей на заводской среде в аппарате Варбурга. Результаты опытов представлены в табл. 2 и 3.

Таблица 2

Активность дыхания и брожения у активных и малоактивных культур дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* — расы «МЗ» в течение 5 час. роста
(в μ л O_2 и CO_2 в час)

Время, часы	Опыт I		Опыт II					
	Активная культура, шт. 4/1		Малоактивная культура, шт. 12/5		Активная культура, шт. 3/2		Малоактивная культура, шт. 11/3	
	O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2
1	—13,86	+ 114,83	+ 4,56	+114,87	— 7,38	+ 282,74	+ 3,42	+130,11
2	—9,25	+ 195,95	+ 3,42	+134,67	—10,08	+ 478,35	+ 2,28	+173,65
3	—7,40	+ 310,18	+ 2,06	+172,76	— 9,23	+ 810,12	+ 2,28	+256,58
4	—3,69	+ 472,67	+ 2,28	+246,84	+11,08	+1181,57	+ 7,98	+352,85
5	—2,77	+ 735,6	+ 3,42	+290,93	—	—	—	—
Всего	—36,97	+1829,23	+15,74	+960,07	—37,77	+2752,76	+15,96	+913,19

Таблица 3

Число выросших клеток дрожжей (в млн.) и количество образзованного спирта (в γ на сосуд) за время брожения в сосудах Варбурга

Опыт	Активная культура				Малоактивная культура			
	с КОН		без КОН		с КОН		без КОН	
	клетки	спирт	клетки	спирт	клетки	спирт	клетки	спирт
I								
5 час., посеяно по 20 млн. клеток	109	10	91	12	50	6	48	6
II								
4 часа, посеяно по 40 млн. клеток	172	16	170	20	53	4	53	7

Карпенко установила, что в начале роста дрожжей (в первые 2—3 часа) удается наблюдать одновременное протекание двух процессов — дыхания и брожения — у активных культур этих дрожжей. У малоактивных культур дыхания не обнаружено. У активных культур дыхание сочетается с активным брожением и более активным размножением, что ведет к большому накоплению спирта. Следует отметить, что Непомнящая, Медвинская и др. (1955) показали, что активные культуры лучше размножаются в аэробных условиях и при разрежении воздуха до 40 мм остаточного давления, в то время как при остаточном давлении до 4 мм Hg они не растут на твердых средах. Малоактивные культуры в первые часы роста размножаются более интенсивно в анаэробных условиях.

Таким образом, в этих исследованиях было показано биологическое значение одновременного протекания двух энергетических процессов у дрожжей — дыхания и брожения. Дыхание, обнаруженное у активных культур в самом начале их роста, дает, очевидно, ту добавочную энергию, которая повышает интенсивность их размножения. При этом следует отметить, что энергия брожения при пересчете на одну клетку (или на один миллион клеток) у активных и малоактивных культур приблизительно одинакова. Оба энергетических процесса у активных культур дрожжей в начале их роста являются сопряженными, а не антагонистическими.

Интересно сопоставить наши исследования с исследованиями Слонимского (Slonimski, 1949), изучавшего дыхание и брожение у «больших» и «маленьких» «мутантов» хлебопекарных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. «Маленькие» колонии «мутантов» у этих дрожжей были получены под влиянием акрифлавина или возникали спонтанно. «Большие» колонии («нормальные», как их называет автор) энергично дышат и размножаются, и дыхание угнетает у них брожение в присутствии воздуха на 50—60% (по сравнению с брожением в атмосфере азота). У «маленьких» колоний дыхание очень слабое и не угнетает брожения, т. е. пастеровского эффекта у них не обнаружено. В наших опытах, несмотря на наличие дыхания в начале роста у активных культур дрожжей, пастеровского эффекта также не наблюдалось. Активность брожения у них одинакова как в атмосфере воздуха, так и в атмосфере азота.

Нашей лабораторией установлено, что по мере приспособления к отъемному методу новой расы «МЗ» количество активных культур, выделяемых из отдельных колоний, возрастает.

Исследования проводились на протяжении четырех лет (1954—1957 гг.). К концу 1957 г. дрожжи Мироцкого завода, работавшего пять лет по отъемному методу, стабилизировались и приспособились к этому методу. Клетки дрожжей, обладая способностью к одновременному использованию двух энергетических процессов, в результате более активного размножения получили количественное преобладание в общей массе заводских дрожжей.

В процессе изучения были поставлены исследования по влиянию различных количеств воздуха на бродильные и другие свойства дрожжей расы «МЗ» при аэрации перед посевом на производственные среды. Было доказано, что при аэрации небольшими количествами воздуха у этих дрожжей наблюдалось повышение энергии их размножения, дыхания и брожения. Увеличивалось количество использованных углеводов и образовавшегося спирта. При аэрации посевного материала большими количествами воздуха процесс брожения угнетался и количество образующегося спирта уменьшалось.

При проверке этого метода на производстве подтвердились данные, полученные Карпенко и Медвинской (1957).

Суммируя результаты приведенных выше исследований, необходимо отметить следующее. Нам удалось установить определенные закономерности в соотношениях между энергетическими процессами у изучаемых нами микроорганизмов, так как оба процесса (дыхание и брожение) изучались не только у не размножающихся клеток, но в ряде случаев — и у растущих культур. Это изучение велось в динамике через короткие промежутки времени на протяжении 5 час. опыта, т. е. у многих поколений изучаемых микроорганизмов. Культуры выращивались на производственных средах. При этом учитывались и количество клеток, участвующих в опыте, и количество использованного углевода, рН среды, а также количество образующихся продуктов брожения.

ВЫВОДЫ

1. Взаимоотношения между процессами дыхания и брожения у микроорганизмов, в зависимости от условий культивирования, могут быть либо антагонистическими, либо сопряженными.

2. У облигатных анаэробов сопряженность обоих процессов возможна только при условии потребления ими минимальных количеств кислорода воздуха.

3. Можно предположить, что кислород воздуха, потребляемый не размножающимися клетками облигатных анаэробов при посеве их в питательную среду, может служить источником энергии для начала процессов их метаболизма и размножения. Эту энергию мы обозначаем как «пусковую».

4. У культур *St. lactis* при росте на питательных средах обнаружено одновременное протекание двух энергетических процессов — дыхания и брожения.

5. Для процессов жизнедеятельности *St. lactis* благоприятен частичный анаэриоз, заключающийся в частичном снижении парциального давления кислорода воздуха.

6. У активных культур дрожжей *Sacch. cerevisiae* расы «МЗ» (Миронского завода) в начале роста на картофельно-зерновых средах протекают одновременно два энергетических процесса — дыхание и брожение.

У малоактивных культур этих дрожжей дыхания не обнаружено.

7. Можно считать, что наличие у некоторых микроорганизмов двух энергетических процессов, сопряженных в определенных условиях среды, обуславливает до известной степени возможность их приспособления к меняющимся условиям существования.

ЛИТЕРАТУРА

- Баррон Е. Окислительные процессы у бактерий. В кн.: «Физиология бактерий», под ред. К. Вермана и П. Вильсона, ИЛ, 1954.
- Денисова Г. Вплив парціального тиску кисню повітря на зміну властивостей *St. lactis* і *B. casei*. Мікробіол. журн. 1954, т. XVI, вып. 4, стр. 64.
- Карпенко М. и Медвинська Л. Вплив аерації на біологічні властивості дріжджів *Saccharomyces cerevisiae* (раса XII) при відйомному методі. Мікробіол. журн., 1957, т. XIX, вып. 3, стр. 30.
- Колчинська І. Вплив заліза на процеси метаболізму *Cl. acetobutylicum*. Мікробіол. журн., 1957, т. XIX, вып. 1, стр. 3.
- Липшиц В. Вирощування на поживних середовищах прогрітих клітин *Cl. welchii*. Мікробіол. журн., 1949, т. XI, вып. 2, стр. 72.
- Мешкова Н. и Северин С. Практикум по биохимии животных. Изд-во «Сов. наука», 1950.

- Михлин Д. Биологическое окисление. М., 1956.
- Непомняща М. и Медвинська Л. Біологічні властивості виробничих дріжджів *Saccharomyces cerevisiae* (раса XII) при відйомному методі. (Повідомлення I) Мікробіол. журн., 1955, т. XVII, вып. 3, стр. 24.
- Пасічник А. Значення анаеробіозу у життєдіяльності змінених клітин *Cl. butyricum* Мікробіол. журн., 1951, т. XIII, вып. 1, стр. 23.
- Стефенсон М. Метаболизм бактерий. ИЛ, 1951.
- Френкель Г. Ослаблені форми *Strept. lactis*. Мікробіол. журн., 1948, т. IX, вып. 2—3.
- Френкель Г. и Карпенко М. Вивчення дихання у облигатних анаеробів. Мікробіол. журн., 1953, т. XV, в. 2, стр. 6.
- Френкель Г. Биология анаэробов и анаэробноз. Изд-во АН УССР, Киев, 1956.
- Энгельгардт В. О взаимоотношении дыхания и брожения. Усп. совр. биол., 1944, т. 17, № 3, стр. 237.
- Postgate J. Presence of Cytochrome in an obligate anaerobe. The Biochem. Journ. 1954, v. 56, N 2, xii-xii.
- Slonimski P. Action de l'acriiflavine sur les levures Mode d'utilisation du glucose par les mutants «petite colonie». An. de l'Inst. Pasteur, 1949, T. 76, N 6, P. 510.
- Warburg O. Heavy metall Prostetic groups and Enzyme Action. Oxford, 1949.

З. Г. Разумовская

ОЗНАЧЕНИИ КОНЦЕНТРАЦИЙ ВЕЩЕСТВ ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ ПРИ ОКИСЛЕНИИ СОРБИТА УКСУСНОКИСЛЫМИ БАКТЕРИЯМИ

(Ленинградский Гос. университет им. Жданова)

Одним из промышленных процессов, где используются уксуснокислые бактерии, является синтез аскорбиновой кислоты (витамина С). В настоящее время предложено несколько схем биохимического синтеза витамина С, но наиболее широкое применение нашел синтез с использованием сорбозы, которая получается при окислении сорбита уксуснокислыми бактериями: глюкоза (химическое восстановление) → сорбит (окисление бактериями) → сорбоза (химический синтез) → аскорбиновая кислота.

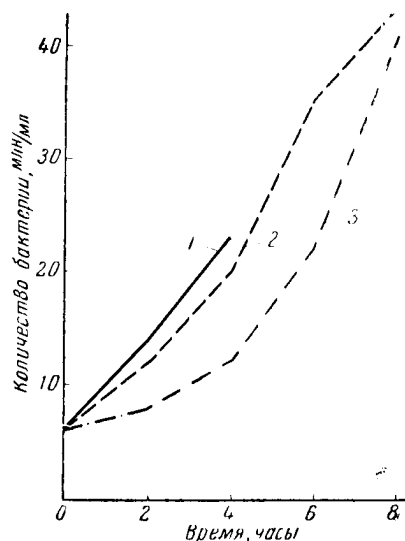


Рис. 1. Размножение *Ac. melanogenum* на средах:

1 — 2,5% сорбита; 2 — 5,0%; 3 — 10%.

Опыты, проведенные с *Ac. melanogenum*, показали, что лаг-фаза заметно удлиняется даже при повышении сорбита от 2,5 до 10% (рис. 1). (Опыты проводились на среде с 0,5% Е-комплекса поверхностным способом). В зависимости от состава среды и аэрации продолжительность лаг-фазы в часах может несколько варьировать, но общая закономерность остается одной и той же.

Содержание сорбита влияет, однако, на размножение не только в начальный период, но и позднее, обуславливая как величину микробного числа, так и общую продолжительность периода размножения.

Способность окислять сорбит в сорбозу свойственна ряду уксуснокислых бактерий, среди которых наибольшее внимание привлекают *Acetobacter melanogenum* и *Acetobacter suboxydans*, используемые в промышленности (Разумовская, 1956). Эти бактерии способны проводить окисление больших концентраций сорбита в среде, окисляя 10, 20, 30 и даже 35% сорбита (Прескотт и Дэн, 1952; Разумовская и Ждан-Пушкина, 1956). Поскольку процесс проводится в условиях статических культур, когда все компоненты среды вносятся вначале, то повышение количества сорбита оказывает влияние на жизнедеятельность бактерий прежде всего в начальный период.

В упомянутых выше опытах на среде с 2,5% сорбита процесс заканчивается значительно скорее, чем на среде с 5 и, особенно, — с 10%, однако по мере повышения концентрации сорбита в среде микробное число увеличивается.

Среда с 10% сорбита оказалась благоприятной для культивирования бактерий и нашла себе применение как в лабораторных, так и в производственных условиях.

Дальнейшее повышение концентрации до 20% и выше представляет интерес, так как открывает новые возможности интенсификации производственного процесса. Наблюдения, проведенные с *Ac. melanogenum* показали, что процесс размножения на среде с 20% сорбита еще больше растягивается во времени: за первые 8 час. (табл. 1) на среде с 20% бактерий развивается вдвое меньше, чем на среде с 10% сорбита, и это отставание сохраняется и дальше по мере размножения (табл. 2).

Таблица 1

Размножение *Acetobacter melanogenum*
в среде с 10 и 20% сорбита в первые 8 час.
(поверхностный метод)

Время наблюдений, часы	Количество бактерий, млн/мл	
	Процент сорбита	
	10	20
0	11,6	11,6
2	10,8	11,0
4	18,9	13,8
6	45,0	29,9
8	98,4	41,5

Таблица 2

Размножение *Acetobacter melanogenum*
в среде с 10 и 20% сорбита в течение 72 час.
(поверхностный метод)

Время наблюдений, часы	Количество бактерий, млн/мл	
	Процент сорбита	
	10	20
0	18	18
12	442	275
16	842	494
20	1200	785
24	1500	1110
48	1090	1300
72	690	736

На среде с 10% сорбита количество бактерий достигает наибольшей величины через 24 часа, а на среде с 20% — через 48 час. Заметного повышения микробного числа на этой среде не наблюдалось, и через 72 часа на той и другой среде количество бактерий падало.

Аналогичные данные были получены и в опытах с *Ac. suboxydans*.

В условиях повышенной аэрации отмечается та же закономерность: повышение концентрации сорбита задерживает размножение, и на среде с 20% сорбита количество бактерий нарастает медленнее (рис. 2).

Наряду с замедленным размножением бактерий в среде с 20% сорбита процесс окисления задерживается, и через 16 час. на среде с 20% сорбита сорбозы образуется в 1,5 раза меньше, чем на среде с 10%, где в это время процесс уже заканчивается (табл. 3).

Таким образом, на среде с 20% сорбита создаются условия, менее благоприятные для жизнедеятельности бактерий, чем на среде с 10% сорбита.

Для культивирования бактерий, окисляющих сорбит в сорбозу, обычно используются дрожжевые среды — дрожжевая вода, гидролизат дрожжей, В-комплекс. Рассматривая вопрос о значении концентраций веществ среды на жизнедеятельность бактерий, мы провели наблюдения

с *Ac. melanogenum* и *Ac. suboxydans* на средах, где концентрация сорбита оставалась одной и той же (10%) и изменялась концентрация В-комплекса (от 0,1 до 2,5% по объему). Опыты велись в условиях поверхностного культивирования в колбах с внесением 2% посевного материала. Определение массы бактерий проводилось нефелометрически.

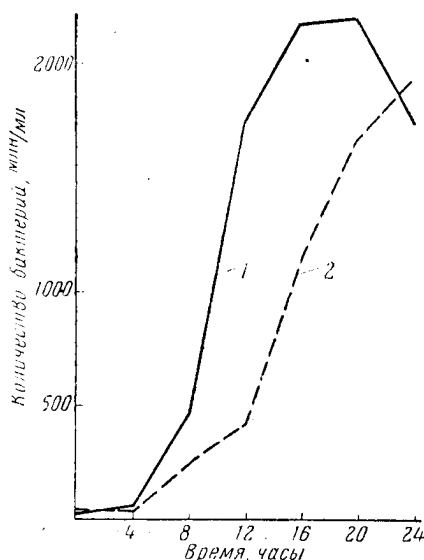


Рис. 2. Размножение *Ac. melanogenum* на средах:
1 — 10% сорбита; 2 — 20%

Как видно на рис. 3, в опытах с *Ac. melanogenum* в первый период наиболее интенсивно нарастает количество бактерий в среде с 0,5% В-комплекса, размножение больше всего задерживается при концентрации 2,5%. Через 24 часа, наоборот, именно эта концентрация обеспечивает наибольшее накопление массы бактерий.

Таким образом, концентрации В-комплекса, благоприятные для размножения в начальный период, и концентрации, обеспечивающие максимальное накопление массы бактерий, к концу культивирования неодинаковы.

Опыты с *Ac. suboxydans* (рис. 4) показали, что концентрация 2,5% В-комплекса, так же как в культуре *Ac. melanogenum*, замедляет размножение в первый период и способствует накоплению большой массы бактерий в конце опыта. Однако в первый период лучшие условия

Таблица 3

Размножение *Acetobacter suboxydans* и окисление сорбита на среде с 10 и 20% сорбита (глубинный метод)

Время наблюдений, часы	Количество бактерий, млн/мл		Сорбоза, мг/мл	
	Процент сорбита			
	10	20	10	20
0	20	28	—	—
4	50	40	—	—
8	465	247	15,0	7,0
12	1726	426	52,5	21,0
16	2166	1142	92,1	59,0
20	2199	1652	—	109,2
24	1734	1939	—	146,4

создаются для *Ac. suboxydans* не на 0,5, а на 1,0% В-комплекса. При сопоставлении рис. 3 и 4 видно, что характер кривых размножения несколько различен. *Ac. suboxydans* раньше переходит к активному размножению, но через 24 часа масса бактерий в этой культуре меньше, чем у *Ac.*

melanogenum, что возможно, определяется различием требований микроорганизмов к отдельным компонентам среды.

В зависимости от особенностей микроорганизмов границы оптимальных концентраций В-комплекса могут несколько сдвигаться. Однако общая закономерность остается.

Наблюдения Ждан-Пушкиной, проведенные для выяснения того, какие вещества могут иметь значение для интенсивного роста на средах с 2,5% В-комплекса, показали, что количество азота в среде при такой

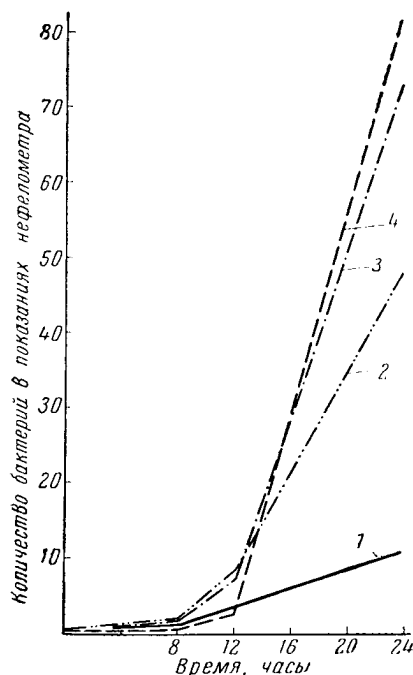


Рис. 3. Размножение *Ac. melanogenum* на средах с различным количеством В-комплекса:
1 — 0,1%; 2 — 0,5%; 3 — 1%; 4 — 2,5%.

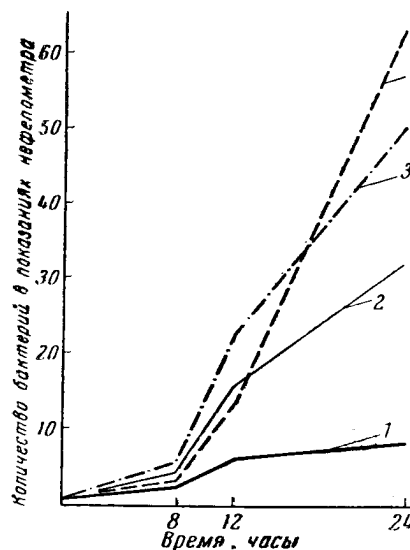


Рис. 4. Размножение *Ac. suboxydans* на средах с различным количеством В-комплекса. Условные обозначения те же, что на рис. 3.

концентрации относительно невелико. Соответствующее добавление азота в форме NH_4NO_3 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ и $(\text{NH}_4)_2\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_6$ к синтетической среде с 0,1% В-комплекса не повысило интенсивности размножения. Аналогичные опыты были поставлены на той же среде, но с добавлением витаминов: тиамина (0,04 мг%), никотиновой (0,4 мг%) и пантотеновой (0,4 мг%) кислот.

Как видно на рис. 5, размножение в первые 8 час. проходит одинаково на всех средах. Через 16 час. на средах с витаминами количество бактерий повышается, а к 24 час. масса бактерий увеличивается в два раза по сравнению с контролем и превышает по плотности массу бактерий на среде с 2,5% В-комплекса (см. рис. 4).

Приведенные данные показывают значение витаминов. Небольшие концентрации последних обеспечивают начальный рост культуры. Недостаток витаминов оказывается ограничивающим фактором в процессе массового развития бактерий.

Все эти наблюдения приводят к заключению о необходимости учитывать концентрации различных веществ питательной среды в различные

периоды размножения бактерий в культуре. Процесс окисления сорбита тесно связан с размножением бактерий, однако в ряде случаев прямого

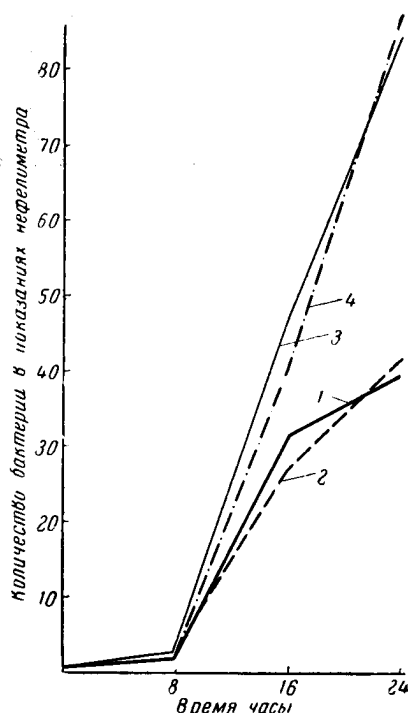


Рис. 5. Размножение *Ac. suboxydans* в синтетической среде:

1 и 2 — без добавления витаминов; 3 и 4 — с добавлением витаминов; 1 и 3 — с внесением 0,014% виннокислого аммония; 2 и 4 — с внесением 0,028% виннокислого аммония.

соотношения между количеством бактерий и количеством образовавшейся сорбозы не наблюдается, что, в частности, было отмечено при высоком содержании питательных веществ в среде. Имеют значение интенсивность размножения и общее количество бактерий.

Все это указывает на необходимость дифференцированного подхода к условиям культивирования в различные периоды жизнедеятельности бактерий.

Учитывая, что для размножения бактерий в начальном периоде благоприятны небольшие концентрации сорбита, мы провели процесс, начиная с небольших концентраций, используя последующий долив среды с повышенной концентрацией сорбита.

Исходной служила среда с 0,5% В-комплекса и с 5 или 10% сорбита. Опыты проводились с *Ac. melanogenum*, в условиях усиленной аэрации. Через определенный промежуток времени к размножающейся культуре добавлялось дополнительное количество сорбита. Опыты показали, что при добавлении сорбита без питательной среды размножение задерживается, и окисление проходит медленнее, что и наблюдалось в работе Веллс, Локвуд Стабс, Роэ, Поджес и Гестрок (Wells, Lockwood, Stubbs, Roe, Porges a. Gastrock, 1939). При добавлении сорбита с 1% В-комплекса наблюдалось активное размножение и окисление сорбита (табл. 4).

Таблица 4

Окисление сорбита *Acetobacter melanogenum* в опытах с добавлением питательных веществ в процессе развития

Условия опыта	Количество сорбита, %		Выход сорбозы, % от внесенного сорбита	Время наблюдений, часы
	в начале опыта	всего		
Добавление сорбита через 4 часа	5	10	98	12
Без добавления	10	10	73	12
Добавление сорбита через 10—12 часов	10	20	94	24
Без добавления	20	20	71,0	24

Опыты, проведенные нами в последнее время, показывают, что, пользуясь таким способом и увеличивая количество посевного материала, можно окислить значительно большие концентрации сорбита и в более короткие сроки. Детальное же изучение процессов размножения и окисления позволит дать обоснование для непрерывного метода окисления сорбита в сорбозу.

ВЫВОДЫ

1. В статических культурах *Acetobacter melanogenum* и *Acetobacter suboxydans* повышение концентрации сорбита удлиняет лаг-фазу и замедляет размножение. В среде с 20% сорбита задерживается как размножение, так и окисление сорбита.

2. Увеличение концентрации В-комплекса до 2,5% на среде с 10% сорбита неблагоприятно сказывается в начальный период, но способствует нарастанию массы бактерий в конце опыта.

3. Добавление к синтетической среде с сорбитом витаминов, необходимых для *Ac. suboxydans*, не сказывается на размножении в начальный период, но значительно повышает микробное число, что говорит о значении витаминов в период массового накопления бактерий в культуре и объясняет отчасти влияние больших концентраций В-комплекса.

4. Для окисления больших количеств сорбита целесообразно использовать приточный способ, начиная процесс в среде с небольшим содержанием питательных веществ и сорбита и добавляя их по мере размножения бактерий.

5. Накопление большой массы бактерий не всегда обуславливает повышение окисления сорбита, в связи с чем необходимо детальное изучение условий процесса окисления.

ЛИТЕРАТУРА

- Прескотт С. и Дэн С. Техническая микробиология. ИЛ, 1952.
 Разумовская З. Г. Уксуснокислые бактерии, окисляющие сорбит в сорбозу. Уч. зап. ЛГУ, 1956: № 216, Микробиология, стр. 5.
 Разумовская З. Г. и Ждан-Пушкина С. М. Окисление сорбита в сорбозу при повышенных концентрациях сорбита. Уч. зап. ЛГУ № 216, 1956. Микробиология, стр. 38.
 Wells P., Lockwood L., Stubbs I., Roe E., Porges M., Gastrock E. Sorbose from sorbitol. Ind. Eng. Chem. 1939, т. 31, No. 12, p. 1518.

М. С. Лойцянская

**ФИЗИОЛОГИЯ БАКТЕРИЙ
СКОРОГО СПОСОБА ПРОИЗВОДСТВА УКСУСА
И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ РОДА АЦЕТОВАСТЕР**

(Ленинградский Гос. Университет им. Жданова)

Уксуснокислые бактерии объединены Бейеринком в род *Acetobacter*, четко отграниченный от других родов семейства *Pseudomonaceae*, куда они включены Клуйвером и ван-Нилем (Kluuyver a. van-Niel, 1936).

К этому роду принадлежат мелкие грамотрицательные палочковидные формы, как правило, подвижные, с моно- или лофотрихальным жгутикованием. Недавнее сообщение Лайфсона (Leifson, 1954) о существовании среди уксуснокислых бактерий перитрихов, по-видимому, ошибочно, и поэтому его предположение о полифилитическом происхождении этой группы бактерий и о существовании двух родов — *Acetobacter* и *Acetomonas*, относящихся, возможно, даже к различным семействам, мало вероятно.

Бактерии рода *Acetobacter* — облигатные аэробы. Они способны активно окислять различные углеводы, спирты, органические кислоты, образуя при этом значительные количества окисленных соединений. Многие виды этого рода в отличие от других членов семейства *Pseudomonaceae* существуют в кислой среде даже при $pH=2,5-3,0$. Они не развиваются на пептонном агаре и не разжижают желатину.

Насколько определенной является характеристика рода *Acetobacter*, настолько несовершенна еще классификация его видов. Наряду с «хорошими» видами, четко охарактеризованными, отграниченными от других (*Acet. xylinum*, *Acet. melanogenum*), многие описанные разными исследователями виды скорее всего являются лишь разновидностями или, возможно, мутантами других видов. Такими «сомнительными» видами, например, являются *Bact. gluconicum* (Hermann, 1929), *Acet. ketogenum* (Уткин, 1937), *Bact. schützembachii*, *Bact. curvum*, *Bact. acetigenum* (Henneberg, 1926).

Последние три вида описаны как представители бактерий скорого способа производства уксуса. Производство спиртового уксуса по скорому или немецкому способу существует 135 лет. Бактерии, первоначально внесенные в аппараты первых уксусных заводов, приспособились к специфическим условиям этого непрерывного производства и приобрели характерные физиологические особенности, отличающие их от других уксуснокислых бактерий. Таким образом, среди рода *Acetobacter* возникла и обособилась группа бактерий, существующая в производственных аппаратах уксусных заводов.

Бейеринк (Beijerinck, 1898) первый отметил одно из основных отли-

чий этой группы — способность расти в синтетической питательной среде, содержащей в качестве единственного органического вещества спирт или уксусную кислоту. На этом основании автор выделил бактерий скорого способа производства уксуса в самостоятельный вид, назвав его *Acetobacter aceti* (Pasteur).

Однако в дальнейшем Геннеберг не принял этого во внимание и при составлении своей практической классификации уксуснокислых бактерий описал три новых вида — *Bact. schützenbachii*, *Bact. curvum* и *Bact. acetigenum*, объединив их в группу бактерий скорого способа производства уксуса. Отличия морфологических, культуральных и весьма мало изученных в то время физиологических признаков этих видов даже по характеристикам самого Геннеберга столь незначительны, что пользование этими критериями в работе по определению видов производственных культур весьма затруднительно.

В современной классификации уксуснокислых бактерий, предложенной Фратером (Frater, 1950), бактерии скорого способа не включены ни в одну из групп, так как, по мнению автора, сведения об их физиологии очень неполны и существующие описания недостаточны для идентификации.

Таким образом, бактерии скорого способа производства уксуса оказались временно вне системы бактерий рода *Acetobacter*.

В течение ряда лет мы занимались изучением физиологии бактерий этой группы. В настоящей статье сообщаются данные собственных исследований и на их основании высказываются некоторые соображения о систематическом положении бактерий указанной группы.

В нашем распоряжении были штаммы *Bact. schützenbachii* и *Bact. curvum*, выделенные из аппаратов Ленинградского уксусного завода и культуры *Bact. schützenbachii*, полученные из Института микробиологии АН СССР, а также от кафедры микробиологии МГУ (в частности, был получен Львовский штамм). Для сравнительного изучения мы проводили наблюдения за культурами других видов, взятых из различных микробиологических учреждений: *Acet. melanogenum* (Ленингр. витаминный завод № 1), *Acet. suboxydans* (Ин-т микробиол. АН СССР), *Acet. xylinum* (кафедра микробиологии ЛГУ) и *Acet. aceti* (Всес. ин-т с.-х. микробиол. ВАСХНИЛ).

Среди большого числа штаммов бактерий скорого способа производства уксуса, выделенных нами из аппаратов Ленинградского уксусного завода, мы встретились как с более сходными с *Bact. schützenbachii*, так и с *Bact. curvum*. Однако различия этих «видов», по описаниям Геннеберга, мы считали несущественными (Лойцянская, 1949) и потому в дальнейшем отобранные для исследования штаммы именовали *Bacterium schützenbachii*.

Форма и размеры бактерий исследованных штаммов *Bact. schützenbachii* и *Acet. aceti*, как выделенных нами, так и полученных от других учреждений, сильно изменяются в зависимости от состава питательной среды. В солодовом сусле со спиртом они крупнее, чем в минеральной синтетической среде со спиртом, где форма тех и других приближается к шаровидной (длина 1,2—1,8 м, ширина 0,8—1,0 м).

При решении вопроса о подвижности и характере жгутикования у исследуемых бактерий оказалось, что клетки *Bact. schützenbachii* имеют один полярный жгутик, как и имеющийся у нас штамм бактерий *Acet. aceti*. Средняя длина жгутика *Acet. aceti* 11,7 м; *Bact. schützenbachii* (штамм ЛГУ)—12,1 м; *Bact. schützenbachii* (Львовский штамм)—11,7 м (наблюдения Сафроновой) (рис. 1).

Исследованные нами культуры *Bact. schützenbachii* и *Acet. aceti* в отличие от других видов уксуснокислых бактерий (*Acet. xylinum*, *Acet. melanogenum* и *Ac. suboxydans*) прекрасно растут в синтетических средах Гойера, Бейеринка, Фратера (видоизмененной Гойера) со спиртом или с уксусной кислотой в качестве единственного органического соединения. Рост бактерий или его отсутствие в синтетической среде Гойера

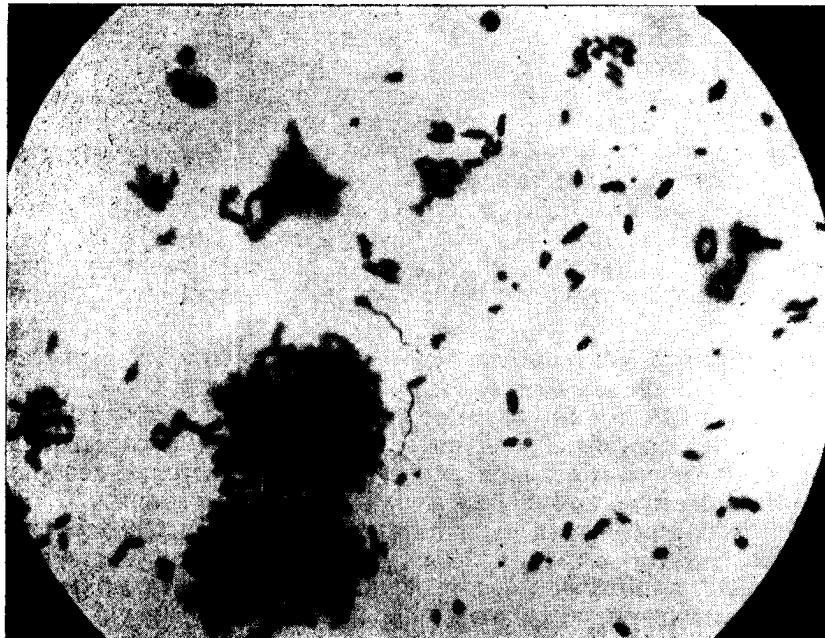


Рис. 1. *Bact. schützenbachii* в синтетической минеральной среде со спиртом

используются как диагностический признак в классификации уксуснокислых бактерий. Однако мы хотим подчеркнуть, что диагностическое значение следует придавать способности бактерий использовать в этой синтетической среде в качестве источника углерода спирт или уксусную кислоту, а не аммонийные соли (Bergey, 1948; Красильников, 1950).

Аммонийные соли используют многие уксуснокислые бактерии при наличии в питательной среде соединений углерода более сложных, чем этиловый спирт и уксусная кислота, и необходимых им витаминов и витаминоподобных веществ. Некоторые из них способны также использовать этиловый спирт как источник углерода, но лишь при наличии в среде пептона или необходимых им аминокислот (Janke, 1957; Shimwell, 1957).

Бактерии скорого способа — *Acet. aceti* и *Bact. schützenbachii* отличаются от других уксуснокислых бактерий тем, что они могут использовать в конструктивном обмене спирт или уксусную кислоту в качестве источника углерода и аммонийные соли — в качестве источника азота. Лучшими соединениями азота для них служат, по данным Васильева и Шаинской (1938), аспарагин и фосфорнокислый аммоний, а по нашим наблюдениям, — фосфорнокислый и сернокислый аммоний (Лойцянская, 1955).

Развиваясь на поверхности буковых стружек в аппаратах уксусных заводов, эти бактерии в условиях непрерывного производства снабжаются азотом, фосфором и серой в форме минеральных солей, а в качестве источника углерода регулярно получают только этиловый спирт и уксусную кислоту. Добавление очень малых количеств сусла, которое иногда производят на уксусных заводах, обогащает питательную среду ростовыми веществами.

Результатом приспособления к этим условиям является то, что *Acet. aceti* и *Bact. schützenbachii* удовлетворяются аммонийным азотом, а лучшими источниками углерода для них являются этиловый спирт и уксусная кислота, из него возникающая. С этим, по-видимому, также связана почти полная потеря способности использовать углеводы, в том числе и глюкозу, и многоатомные спирты как источники углерода в конструктивных процессах. Рост бактерий при использовании этилового спирта происходит во много раз интенсивнее, чем при использовании глюкозы (Лойцянская, 1955).

Наиболее активное размножение бактерий наблюдается тогда, когда в синтетической питательной среде содержатся очень небольшие количества этилового спирта — 0,05—0,1%. Оптимальные для размножения бактерий условия обеспечиваются при «воздушном» питании. После посева бактерий в минеральную среду колбы или пробирки с культурой помещают в эксикатор, на дно которого наливают несколько капель спирта. Испаряющийся спирт постепенно растворяется в культуральной жидкости, и бактерии получают возможность его использовать.

Большие количества спирта и уксусной кислоты тормозят процесс размножения бактерий. При «воздушном» питании спирт растворяется в жидкости постепенно, и общее количество его не превышает 0,05—0,1%; уксусной кислоты образуется соответственно очень мало, и она также постепенно потребляется бактериями. Если при наличии в питательной среде 3% спирта урожай бактерий в 15 мл среды составляет через двое суток 1,6 мг, то при «воздушном» питании он равен 4,6 мг (Лойцянская, 1959).

В условиях «воздушного» питания *Acet. aceti* и *Bact. schützenbachii* хорошо используют также пропиловый спирт, уксусную и пропионовую кислоты. Метиловый и бутиловый спирты и муравьиная и масляная кислоты ими не усваиваются.

Другие изучавшиеся нами бактерии — *Acet. melanogenum* и *Acet. suboxydans* — в условиях «воздушного» питания этилового спирта не используют и не развиваются не только в минеральной среде, но и в дрожжевой воде, что служит доказательством существования физиологических отличий этих видов от бактерий скорого способа производства уксуса. С другой стороны, *Acet. melanogenum* и *Acet. suboxydans* прекрасно используют в конструктивном обмене глюкозу, сорбит, маннит и глицерин.

Культуры *Bact. schützenbachii* не дают роста в минеральной питательной среде с фруктозой, галактозой, мальтозой, лактозой и раффинозой. Они обнаруживают очень слабый рост в среде с глюкозой и сахарозой. В дрожжевой воде слабый рост наблюдается также за счет использования фруктозы, арабинозы и галактозы. Отношение *Acet. aceti* и *Bact. schützenbachii* к некоторым соединениям углерода испытывалось нами и в следующих опытах. Бактерии выращивались в условиях «воздушного» питания в колбах с 15 мл синтетической минеральной среды. Источником углерода был вначале этиловый спирт. Через двое суток после контрольного определения сухого веса бактерий под бактериальные пленки

добавлялись 1%-ные растворы арабинозы, глюкозы, галактозы, фруктозы, сахарозы, мальтозы, лактозы, глицерина, сорбита и маннита. Три колбы оставались контрольными: они помещались в условия «воздушного» питания, т. е. в эксикатор, куда вновь добавлялось 0,1 мл спирта. Через четверо суток определялся урожай бактерий (сухой вес). В таблице приводятся данные одного из таких опытов.

Увеличение урожая бактерий при добавлении к двухсуточной культуре Bact. schützenbachii некоторых органических соединений (сухой вес бактерий до добавления 2,2 мг)

Добавлено в количестве 1%	Увеличение урожая	
	мг	%
Арабиноза	0,50	22,7
Глюкоза	0,50	22,7
Галактоза	0,50	22,7
Фруктоза	0,60	27,2
Сахароза	0,60	27,2
Мальтоза	0,30	13,6
Лактоза	0,30	13,6
Глицерин	1,10	50,0
Сорбит	0,80	36,3
Контроль: «воздушное» питание — спирт . . .	3,70	170,0

Из данных таблицы следует, что при добавлении углеводов и многоатомных спиртов к культуре *Bact. schützenbachii*, несмотря на наличие некоторых остаточных количеств уксусной кислоты, размножение бактерий происходит очень вяло, масса их увеличивается в среднем на 20—30%, а при добавлении оптимальных количеств этилового спирта — на 170%.

Таким образом, на основании наших исследований можно сделать вывод о том, что лучшими источниками углерода для *Bact. schützenbachii* являются этиловый спирт, уксусная кислота, пропиловый спирт, пропионовая и молочная кислоты, особенно натриевая соль последней (Лойцянская и Трошанов, 1956). *Bact. schützenbachii* может быть отнесен к группе лактофильных бактерий, по Браун и Райнбау (Brown a. Rainbow, 1952), куда эти исследователи относят и *Acet. aceti*.

В конструктивных процессах бактерий скорого способа производства уксуса принимает участие также углерод углекислоты, что нами установлено в опытах с мечеными атомами. Наиболее активно фиксация углекислоты происходит в период активного размножения бактерий в синтетической минеральной среде со спиртом (Лойцянская, 1958).

В результате длительного существования в производственных условиях, обедненных ростовыми веществами, произошел отбор бактерий, способных самостоятельно синтезировать все необходимые им ростовые вещества и компоненты ферментных систем. Таким образом, возникла аукоавтотрофия бактерий скорого способа производства уксуса.

На заводах спиртового уксуса произошел отбор бактерий, наиболее активно окисляющих спирт, в результате которого современные бакте-

рии скорого способа производства уксуса являются весьма активными кислотообразователями. В производственных условиях они дают до 14% уксусной кислоты.

Окисление спирта уксуснокислыми бактериями может рассматриваться как двухфазный процесс: первая фаза — окисление спирта в уксусную кислоту и вторая фаза — окисление уксусной кислоты до углекислоты и воды (Наehn, 1956). Все уксуснокислые бактерии в той или иной степени способны осуществлять первую фазу, но далеко не все могут осуществлять вторую (переокисление). Способность к осуществлению второй фазы используется в систематике уксуснокислых бактерий как один из существенных критериев для разделения видов рода *Acetobacter* (Берджи, Фратер).

Бактерии скорого способа производства уксуса окисляют уксусную кислоту, тогда как *Acet. melanogenum* и *Acet. suboxydans*, окисляющие, хотя и очень вяло, спирт, не способны к переокислению. На рис. 2 представлено накопление уксусной кислоты при окислении спирта в дрожжевой воде разными видами уксуснокислых бактерий. Тогда как бактерии скорого способа производства уксуса потребляют образованную ими уксусную кислоту, *Acet. melanogenum* и *Acet. suboxydans* ее не используют.

Бактерии скорого способа производства уксуса отличаются от других уксуснокислых бактерий высокой выносливостью к кислотности окружающей среды. Это свойство есть результат приспособления к тем условиям, которые создаются в аппаратах уксусных заводов, где эти бактерии — активные кислотообразователи — накапливают значительные количества уксусной кислоты. Лойцянская и Бочарова (1956) специально исследовали вопрос о влиянии pH питательной среды на размножаются при значении pH, равном 2,5 и 7,9. Интересен тот факт, что для развития в минеральной синтетической среде, содержащей 3% спирта, оптимальные условия создаются при исходном значении pH, равном 4,5—5,2. Значительно медленнее бактерии размножаются при значении pH, равном 2,5 и 7,9. Интересен тот факт, что в условиях, затруднительных для размножения бактерий, как в очень кислом районе pH, так и в щелочном наблюдается наибольшая высокая окислительная активность бактерий. Максимальное количество уксусной кислоты, образованной в этих опытах одним миллионом бактерий при pH, равном 2,5, составляет 310 мг в 100 мл среды; при pH, равном 4,2 — 88 мг, а при pH, равном 6,9 — 380 мг. Это может отчасти

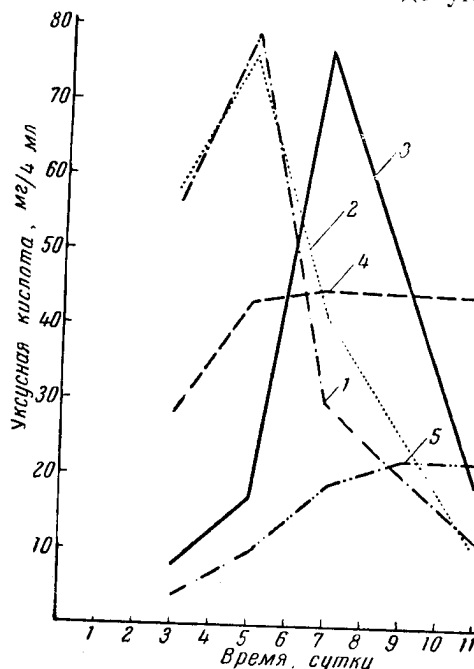


Рис. 2. Окисление этилового спирта и уксусной кислоты бактериями рода *Acetobacter*:

1 — *Bact. aceti*; 2 — *B. schützembachii* (ЛГУ); 3 — *B. schützembachii* (Л. 68); 4 — *Acetobact. melanogenum*; 5 — *A. suboxydans*.

объяснить ту высокую окислительную деятельность бактерий, которая наблюдается в аппаратах уксусных заводов, где размножение бактерий очень затруднено и происходит, по-видимому, крайне медленно вследствие высоких концентраций уксусной кислоты и спирта.

Выше мы указывали, что бактерии скорого способа, поселившись в аппаратах уксусных заводов, потеряли способность использовать углеводы и многоатомные спирты в качестве единственного источника углерода в конструктивном обмене. Между тем, способность к окислению этих веществ они сохранили. При наличии в питательной среде доступного для использования в конструктивном обмене соединения углерода — этилового спирта, уксусной или молочной кислот (0,1—0,01%) — они активно окисляют глюкозу в глюконовую кислоту. Мы выяснили, что в окислении глюкозы в глюконовую кислоту участвуют фосфорные соединения. При окислении глюкозы отмытыми клетками *Bact. schützenbachii* добавление к физиологическому раствору фосфорнокислых солей увеличивает количество образующейся глюконовой кислоты более чем в 10 раз (Лойцянская и Щелкунова, 1956).

Глюконовая кислота окисляется *Bact. schützenbachii* в кетоглюконовую. Это уже сообщалось в работе Разумовской и Васильевой (1956) и подтверждено нами в опытах со всеми изучавшимися культурами *Bact. schützenbachii*. Многоатомные спирты также окисляются *Bact. schützenbachii* в соответствующие кетосоединения. Мы выращивали бактерии в дрожжевой воде со спиртом в качестве источника углерода в условиях «воздушного» питания, а затем под бактериальные пленки добавляли растворы глицерина, сорбита или маннита и наблюдали активное окисление этих многоатомных спиртов. Подливы раствора сорбита под выращенные бактериальные пленки производились трехкратно через двое суток. Мы убедились в том, что количество сорбозы непрерывно нарастало при очень незначительном увеличении количества бактериальных клеток. Это показывает, что окисление многоатомных спиртов в кетосоединения могут осуществлять и неразмножающиеся за счет этих соединений бактерии.

Существенным диагностическим признаком бактерий, по Фратеру, является также их способность окислять лактат кальция до углекислоты и воды. При этом на плотной питательной среде вокруг колоний бактерий образуются кристаллы CaCO_3 . Все изученные нами штаммы *Bact. schützenbachii* активно окисляют лактат кальция с образованием мела. Все они также имеют в своем ферментативном аппарате каталазу.

Таким образом, полученные данные по физиологии бактерий скорого способа производства уксуса доказывают наличие у них специфических особенностей, существенно отличающих их от других уксуснокислых бактерий.

Обособление группы бактерий скорого способа производства уксуса, очевидно, началось при первоначальной организации этого производства 135 лет назад. С этого времени постоянным местообитанием бактерий стали производственные аппараты уксусных заводов. Условия существования бактерий в этих аппаратах известны и в основном однотипны для всех заводов. Поэтому есть возможность объяснить возникновение у бактерий тех физиологических особенностей, которые отличают бактерий скорого способа производства уксуса от других видов рода *Acetobacter*. Эти физиологические особенности возникли у бактерий в результате естественного отбора как приспособление к условиям их постоянного местообитания.

Мы разделяем мнение Кудрявцева (1954) о том, что при определении систематического положения микроорганизмов необходимо учитывать условия их постоянного местообитания и придавать особое значение тем признакам, которые возникли в результате приспособления именно к этим условиям.

При скором способе производства уксуса питательная среда, в которой постоянно существуют бактерии, содержит в качестве источника углерода этиловый спирт и уксусную кислоту, а в качестве источника азота — лишь минеральные его соединения. Бактерии скорого способа производства уксуса приспособились к использованию не только в энергетическом, но и в конструктивном обмене относительно низкомолекулярных соединений, приобрели способность синтезировать из этих простых органических веществ и минерального азота все необходимое им для жизненных процессов, в том числе и все ферментные системы. Они не получают регулярно готовых витаминов и витаминоподобных веществ, в результате чего у них развилась ауксоавтотрофия.

Бактерии скорого способа производства уксуса в значительной степени потеряли способность использовать в конструктивном обмене более сложные органические вещества — углеводы и многоатомные спирты при сохранении свойственной, очевидно, их предкам способности окислять углеводы, карбоновые кислоты и многоатомные спирты.

Они приспособились к существованию в условиях очень высокой кислотности среды (11—12% уксусной кислоты). Исключительно высокая активность окисления этилового спирта при pH, равном 2,5—3,0, свойственная бактериям скорого способа производства уксуса, — также результат приспособления и естественного отбора.

Таким образом, произошло обособление бактерий скорого способа производства уксуса и возникновение вида *Acetobacter aceti*, который и должен был, по мнению Бейеринка, объединить бактерии скорого способа производства уксуса.

Изучение множества культур этой группы, определенных нами, по Гоннебергу, как *Bact. schützenbachii*, *Bact. curvum* и *Bact. acetigenum* и более углубленное сравнительное изучение физиологии *Bact. schützenbachii* и *Acet. aceti* убеждает в том, что бактерии скорого способа производства уксуса должны быть, по классификации Фратера, включены в группу *mesoxydans* и отнесены к виду *Acetobacter aceti*.

ВЫВОДЫ

1. Бактерии скорого способа производства уксуса представляют собой обособленную группу, обладающую специфическими физиологическими свойствами, возникшими и усилившимися в результате приспособления бактерий к особым условиям их постоянного местообитания в аппаратах уксусных заводов.

2. В конструктивном обмене бактерии скорого способа производства уксуса используют спирт и уксусную кислоту в качестве источника углерода и аммонийные соли — в качестве источника азота. Они не нуждаются в готовых витаминах и витаминоподобных веществах и являются ауксоавтотрофами.

3. Этиловый спирт, уксусная кислота, пропиловый спирт, пропионовая и молочная кислоты являются для бактерий скорого способа производства уксуса лучшими источниками углерода. Оптимальные для размножения бактерий условия обеспечиваются при «воздушном» питании, когда концентрация летучих веществ в питательной среде не превышает

0,05—0,1%. Углеводы и многоатомные спирты малопригодны для питания бактерий скорого способа производства уксуса.

4. Среди рода *Acetobacter* бактерии скорого способа производства уксуса выделяются чрезвычайно большой активностью процессов окисления спирта и уксусной кислоты, а также выносливостью к высокой кислотности окружающей среды. Они способны также окислять глюкозу в глюконовую кислоту, глюконовую кислоту — в кетоглюконовую и многоатомные спирты — в соответствующие кетосоединения.

5. Бактерии скорого способа производства уксуса имеют в своем ферментативном аппарате каталазу и окисляют лактат кальция до углекислоты и воды.

6. Единство биологических особенностей бактерий скорого способа производства уксуса требует признания принадлежности всех бактерий этой группы к виду *Acetobacter aceti*.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А. П. и Шаннская И. М. Биохимическое изучение уксуснокислых бактерий группы скорого способа. Микробиол. журн. АН УССР, 1938, т. V, вып. 3, стр. 63.
- Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. Изд-во АН СССР, 1950.
- Кудрявцев В. И. Систематика дрожжей. Изд-во АН СССР, 1954.
- Лойцянская М. С. О смешанных культурах уксуснокислых бактерий. Бюлл. техн. информации Министерства пищ. пром. СССР, 1949, № 6, стр. 25.
- Лойцянская М. С. Использование глюкозы бактериями скорого способа производства уксуса. Микробиология, 1955, т. XXIV, вып. 5, стр. 598.
- Лойцянская М. С. «Воздушное» питание бактерий скорого способа производства уксуса. Микробиология, 1959, XXVIII, в. 1.
- Лойцянская М. С. О значении углекислоты для уксуснокислых бактерий. Вестн. Ленингр. ун-та, 1958, № 9, стр. 66.
- Лойцянская М. С. и Бочарова Н. Н. Влияние концентрации водородных ионов на размножение и окисление спирта *Bacterium schützenbachii*. Уч. зап. ЛГУ, 1956, № 216, стр. 80.
- Лойцянская М. С. и Трошанов Э. П. Использование молочной кислоты уксуснокислыми бактериями. Уч. зап. ЛГУ, 1956, № 216, стр. 89.
- Лойцянская М. С. и Шелкунова С. А. Влияние фосфора на размножение и окислительную активность *Bacterium schützenbachii* при использовании спирта и глюкозы. Уч. зап. ЛГУ, 1956, № 216, стр. 98.
- Разумовская З. Г. и Васильева О. А. Об окислении глюкозы уксуснокислыми бактериями. Уч. зап. ЛГУ, 1956, № 216, стр. 57.
- Уткин Л. М. О новом микроорганизме из группы уксусных бактерий. Микробиология, 1937, т. VI, вып. 4, стр. 421.
- Beijerinck M. Über die Arten der Essigbakterien. Zblt. für Bact. Abt. II, 1898, Bd. 4, S. 211.
- Bergey D. Manual of determinative bacteriology, 6 ed., 1948, Baltimore.
- Brown G. a. Rainbow C. Nutritional patterns in acetic acid bacteria. J. of Gen. Microb., 1956, v. 15, N 1, p. 61.
- Haehn H. Zur Biologie und Biochemie der Mikroorganismen unter besonderer Berücksichtigung der Essiggärung. Die Branntweinwirtschaft, 1956, Bd. 78, N 19, S. 397.
- Henneberg W. Handbuch der Gärungsbakteriologie, 1926, t. II, Berlin.
- Hermann S. *Bacterium gluconicum*, ein in der sogenannten Kombucha vorkommender Spaltpilz. Bioch. Ztschr., 1929, Bd. 205, N 1—3, S. 297.
- Frateur Y. Essai sur la systematique des *Acetobacters*. La cellule, 1950, t. LIII, N 3, p. 287.
- Janke A. Zur systematik der Essigbakterien Zblt. f. Bact. Abt., II, 1957, Bd. 110, N 21—25, S. 728.
- Kluyver A. a. van Niel C. Prospects for a natural system of classification of bacteria. Zblt. f. Bact. Abt. II, 1936, Bd. 94, N 19—23, S. 269.
- Leifson E. The flagellation and taxonomy of species of *Acetobacter*. Ant. v. Leeuwenhoeck, 1954, v. 20, p. 102.
- Shimwell Y. The true significance of Hoyer medium in the differentiation of *Acetobacter* species. J. Inst. Brewing, 1957, v. 63, p. 44.

И. Я. Веселов, Э. Г. Кузнецова

**О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ ОБРАЗОВАНИЯ
МОЛОЧНОЙ КИСЛОТЫ ГОМОФЕРМЕНТАТИВНЫМИ
МОЛОЧНОКИСЛЫМИ БАКТЕРИЯМИ**

(Институт микробиологии АН СССР)

По вопросу о роли брожений для развития микроорганизмов существуют различные точки зрения. Наиболее старая та точка зрения, согласно которой брожения ценны для организма только своей энергией и продукты брожения ни в коей мере не используются микроорганизмами (Костычев, 1914, 1937; Стефенсон, 1951).

Совершенно противоположным является мнение Таусона (1940), считающего, что диссимиляционные процессы представляют собой первую подготовительную стадию перестройки питательных веществ среды в продукты, которые используются в синтетических процессах клетки. При нарушении по каким-либо причинам синтетических процессов промежуточные продукты превращения питательных веществ не используются или используются в меньшей мере. В результате происходит накопление в среде таких продуктов, как спирт, молочная и масляная кислоты и др.

Таусон приходит к выводу, что процесс брожения есть следствие «неудавшегося синтеза». Подобного же взгляда на процесс брожения как на отклоненный обмен веществ придерживается и Фостер (1950). Однако, как и большинство других исследователей, он считает, что процессы синтеза требуют для своего осуществления энергии окислительных процессов. Таусон же (1935, 1945, 1946), основываясь на своем экспериментальном материале, отрицает роль дыхания и брожения как источников энергии для синтетических процессов. В этом отношении его взгляды совпадают с мнением Клуйвера (Kluyver, 1930, 1931 гг.). В настоящее время число сторонников самопроизвольного течения синтетических процессов увеличилось (Лопушанские, 1955; Winzler a. Baumberger, 1938; Siegel a. Clifton, 1950 и др.).

За последние 20 лет накопилось большое количество материалов, показывающих, что в результате процессов дыхания и брожения образуются вещества, идущие на построение таких важных компонентов клетки, как белки, жиры и углеводы (Капланский и Шмерлинг, 1945; Вышепан, 1948; Веселов и Асланов, 1952; Веселов и Левачева, 1954; Веселов, Левачева и Фролова, 1955; Meyerhof, 1925; Fromageot a. Desnuelle, 1931, 1935; Barker, 1936; Sonderhof a. Thomas, 1937; Cori, Schmidt a. Cori, 1939; Stier, 1939; Gottschalk, 1942; Kleinzeller, 1948; Sewell a. King, 1954; White a. Munns, 1954; Wilner a. Clifton, 1954; Fink, Krebs a. Lechner, 1939).

Изучение процессов ассимиляции у различных гетеротрофных микроорганизмов имеет большое значение, так как дает возможность ближе подойти к выяснению истинных взаимоотношений между процессами ассимиляции и диссимиляции.

Несмотря на обширную литературу по вопросам ассимиляции у микроорганизмов в процессе дыхания и брожения, для молочнокислых бактерий подобных данных нет, если не считать исследования Ван-Нила и Андерсона (Van Niel a. Anderson, 1941). Эти авторы, используя методику манометрических измерений, не наблюдали ассимиляции во время сбраживания сахара в суспензии отмытых клеток *Streptococcus faecalis*. Однако, по указаниям Шапошникова (1948), сбраживаемая глюкоза может потребляться молочнокислыми бактериями на синтез клеточного вещества.

Экспериментально доказать участие промежуточных продуктов сбраживания углеводов в синтезе клеточного вещества при любом процессе брожения очень трудно. Метод же радиоактивных индикаторов, успешно применяемый в течение последнего десятилетия в физиологических и биохимических исследованиях, позволяет проследить движение веществ из среды в клетку и из клетки обратно в среду без нарушения нормальной физиологии развития бактерий и осуществляемого ими брожения, создавая, таким образом, экспериментальные возможности исследования обмена веществ у молочнокислых бактерий. В связи с этим цель настоящей работы состояла в определении при помощи меченых атомов степени включения сбраживаемой глюкозы в бактериальную массу при развитии в условиях брожения.

МЕТОДИКА

Для выполнения поставленных задач необходимо было подобрать такие среды для культивирования бактерий, которые позволили бы легко определять продукты брожения, учитывать бактериальную массу и отделять ее от среды.

Таким условиям могли удовлетворять только прозрачные среды, не содержащие взвешенных частиц, а после проведения на них брожения — не дающие осадков, которые мешали бы отделению чистой бактериальной массы.

Синтетические среды, наиболее отвечающие этим условиям, не могли быть использованы, так как для *Bact. Delbrückii* они очень сложны (Работнова, 1947).

В связи с этим мы остановились на естественных средах, в которых в качестве источника азотистых веществ и факторов роста служил отвар солодовых ростков.

Для работы был отобран штамм *Bact. Delbrückii* 1С, дающий наибольшую кислотность (до 1%) при развитии на 5%-ном экстракте солодовых ростков с сахаром. Количество сахара составляло 10% от объема среды. Среда перед употреблением пропускались через суперцентрифугу для удаления взвешенных частиц. Опыты по изучению динамики молочнокислого брожения проводились в бродильных сосудах с объемом среды, равным 3,5—4,0 л.

Посевным материалом служила 16—24-часовая культура, выращенная на среде того же состава. Количество посевного материала составляло 1,5—2,0% от объема сбраживаемой среды. Бродильная жидкость перемешивалась винтообразной мешалкой, вращаемой мотором, через определенные промежутки времени, что способствовало лучшей нейтра-

лизации образующейся молочной кислоты мелом, который добавлялся порциями по ходу брожения. Сбраживание проводилось в термостате при 48°. Через определенные промежутки времени из бродильной жидкости отбирались пробы для анализа, где проводилось определение сахара по Бертрану. Молочная кислота определялась по Фридеману (Friedemann a. Graeser, 1933). Количество бактерий учитывалось по Виноградскому. При установлении веса выросшей бактериальной массы определение велось на мембранных фильтрах. Фильтры с бактериальной массой доводились до постоянного веса после промывания их подкисленной водой для освобождения от мела и среды.

Аминный азот определялся медным способом, общий азот — по Кьельдалю (Белозерский и Проскуряков, 1951).

Для определения биохимического состава бактерий, а также абсолютно сухого веса их навески брали из воздушно-сухой бактериальной массы. Общий азот в бактериальной массе определялся по Кьельдалю и пересчитывался на белок путем умножения на коэффициент 6,25. Содержание сырого жира и липидов устанавливалось в несколько этапов: сначала определялись свободные липиды путем экстракции эфиром в аппарате Сокслета, а затем связанные — путем 4-часового гидролиза бактериальной массы 2%-ной соляной кислотой при температуре 100° (Starkey, 1946). Общее содержание углеводов клетки определялось в гидролизате бактериальной массы. Определение велось по Бертрану, и результаты пересчитывались на глюкозу. Зольность устанавливалась сжиганием бактериальной массы в муфельной печи в платиновых тиглях, и зольный остаток доводился до постоянного веса в вакуум-эксикаторе.

Изучение динамики потребления углеводов и азотистых веществ в процессе построения бактериальной массы проводилось с использованием C^{14} -глюкозы, полученной через фотосинтез, и меченых по углероду азотистых веществ, полученных в результате автолиза радиоактивной дрожжевой массы. Опыты с применением радиоактивных индикаторов проводились в небольших (до 600 мл) объемах среды в специальных сосудах. Радиоактивность бактериальной массы и среды просчитывалась на торцовом счетчике Гейгера-Мюллера.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

С целью сопоставления скоростей процессов сбраживания сахара и размножения бактерий было проведено три опыта по сбраживанию сахара культурой *Bact. Delbrückii*. Брожения проводились в присутствии мела с интенсивным перемешиванием. По ходу брожения отбирались пробы для анализа. В них определялось количество бактерий, содержание сахара и молочной кислоты. Все три опыта дали аналогичные результаты. Для краткости в табл. 1 приводятся результаты одного из этих опытов.

Как видно из таблицы, к 6-му часу от начала опыта было сброжено 0,7% сахара, что составляет 9,2% от внесенного количества его. Бактериальная масса к этому времени увеличилась почти в 60 раз. В дальнейшем, несмотря на интенсивно протекающее брожение в течение последующих почти 70 час. процесса, число бактерий увеличилось только вдвое.

Незначительное сбраживание сахара в период интенсивного роста бактерий и отсутствие существенного разрыва в балансе потребленного и сброженного сахара заставило предположить, что для построения бактериальной массы в период развития культуры происходит значительное

Таблица 1

Характеристика развития *Bact. Delbrückii*

Время брожения, часы	Количество		Общее количество бактерий, млн/мл среды	Коэффициент размножения бактерий
	сброженного сахара, %	образовавшейся молочной кислоты, %		
0	0	0	38	1
2	0	0	121	3,2
3	0,1	0,1	138,2	3,6
4	0,18	0,2	620,0	16,3
6	0,7	0,8	2167	57
12	2,71	2,74	3657	96
24	4,94	4,78	4570	120
48	6,3	6,0	4787	126
72	6,58	6,3	4780	126

потребление из среды азотистых веществ. Это было проверено в опытах, где определялось уменьшение растворимых азотистых веществ в среде на разных этапах развития культуры при одновременном учете количества сброженного сахара и образовавшейся бактериальной массы. Последняя при этом учитывалась по сухому весу. Пробы, отбираемые для анализа азотистых веществ, предварительно фильтровались через мембранный фильтр для освобождения от бактерий и мела. Результаты одного из опытов приводятся в табл. 2.

Таблица 2

Изменение количества общего азота среды, сбраживание сахара и нарастание бактериальной массы по ходу брожения

Время брожения, часы	Количество		Содержание общего азота в среде (в мг/100 мл)	Потреблено общего азота из среды
	сброженного сахара, %	образовавшихся бактерий, мг/100 мл среды		
0	0	0	192,27	0
6	0,75	114,8	174,50	17,77
12	2,65	149,9	161,73	30,54
24	5,64	254,6	152,62	39,65
72	9,75	260,2	154,79	37,48

Из данных таблицы видно, что уменьшение азота в первые 12 час. брожения составило 30,54 мг, в следующие 12 час.—9,11 мг азота на 100 мл среды. В последующие часы брожения содержание азота в среде несколько увеличилось. К 72 час. брожения клетками выделилось 2,17 мг азота на 100 мл среды. Такое увеличение азота является результатом сдвига равновесия между потреблением из среды и выделением в среду азотистых веществ, обусловленным возможным частичным автолизом клеток, а также выделением в среду азотистых веществ жизнеспособными клетками. Приведенные данные заставляют предполагать, что бактериальная масса должна состоять главным образом из азоти-

стых веществ. Это подтвердилось при проведении биохимического анализа, в результате которого было установлено, что в состав бактерий входят: 1) азотистые вещества (в пересчете на белок) — 67%; 2) сырой жир — 8,5%, в том числе растворимый в эфире — 2,0% и в спирте — 4,5%, а также экстрагируемый из гидролизата — 2,0%; 3) безазотистые вещества — 13,3%, в том числе углеводы, гидролизуемые 2%-ной соляной кислотой в течение 4 час. — 7,6%; 4) зольность — 11,2%; 5) органические вещества — 88,8%.

Для проверки полученных данных о потреблении азотистых веществ среды бактериями и установления степени участия их в процессе построения бактериальной массы были поставлены опыты по сбраживанию немеченой глюкозы на среде, содержащей 3%-ный отвар солодовых ростков и меченые по углероду продукты автолиза дрожжей в отношении 1:1. Во время опыта определялась начальная радиоактивность среды, радиоактивность среды после окончания брожения и радиоактивность бактериальной массы.

Результаты опытов представлены в табл. 3.

Таблица 3
Радиоактивность бактериальной массы, выращенной при брожении на среде с меченым автолизатом

Состав среды	Аминный азот, мг на весь объем среды	Радиоактивность среды, имп/мин на 1 мл		Радиоактивность, рассчитанная на 1 г белка в среде (α)* имп/мин	Радиоактивность, рассчитанная на 1 г бактериальной массы (β)	Радиоактивность, вошедшая в бактериальную массу, % от общей радиоактивности азотистых веществ среды (β·100/α)
		начальная	после окончания брожения			
Вытяжка из солодовых ростков — меченый автолизат (1:1)	124,6	4 500	2 500	1 154 000	640 000	55,0
Обычная глюкоза 200 мл	121,2	11 700	9 200	3 087 000	1 500 000	48,5

* Пересчет аминного азота на белковый производился путем умножения на коэффициент 6,25.

Из данных таблицы видно, что бактериальная масса в процессе брожения на среде, содержащей в качестве меченых соединений продукты автолиза дрожжей, приобретает очень высокую радиоактивность. Радиоактивность бактериальной массы, выраженная числом импульсов в минуту на 1 г сухого вещества и отнесенная к радиоактивности азотистых веществ среды в пересчете на 1 г белка, в первом опыте составляет 55,0%, во втором — 48,5%. Лактат кальция, полученный при брожении и освобожденный от маточного раствора путем повторной кристаллизации и тщательной отмывки водой, охлажденной на снегу, оказался нерадиоактивным.

Поскольку азотистые вещества среды в основном потребляются в период интенсивного размножения бактерий, то при росте на средах, содержащих меченые по углероду азотистые вещества, чем интенсивнее будет идти размножение, тем больше в бактериальной массе будет

радиоактивного углерода. Это обнаружено в следующем опыте (табл. 4), где брожение проводилось с количественным учетом продуктов брожения, бактериальной массы и ее радиоактивности в динамике.

Таблица 4

Динамика брожения на среде, содержащей меченый дрожжевой автолизат

Время опыта, часы	Количество, %		Общее количество бактерий, млн/мл среды	Радиоактивность, имп/мин	
	сброженного сахара	образовавшейся молочной кислоты		бактериальной массы	среды
0	0	0	89,36	Не опр.	2860
2	0,12	0,12	150,0	»	2800
4	0,78	0,63	5490,0	400 000	2450
6	Не опр.	Не опр.	5617,0	634 555	Не опр.
8	3,6	3,7	Не опр.	660 000	»
12	5,67	Не опр.	4823,0	Не опр.	1870
24	6,46	6,45	Не опр.	559 000	1733
48	6,6	6,61	5362	520 000	1725

Опыт показал, что бактериальная масса становится меченой сразу же, с первого периода развития, и максимум ее радиоактивности совпадает с максимальной величиной числа клеток. При дальнейшем сбраживании сахара число клеток остается приблизительно на одном уровне. Радиоактивность же бактериальной массы некоторое время остается на одном уровне, а затем постепенно, но заметно снижается к концу брожения.

Установив динамику потребления азотистых веществ из среды и участие их в процессах построения бактериальной массы, следовало выяснить, какова же при этом роль углеводов среды. Для этого были поставлены опыты по сбраживанию глюкозы, меченой C^{14} по всей углеродной цепи. Вначале проводились опыты, в которых подсчитывалась радиоактивность отфильтрованной среды вначале брожения и радиоактивность отмытой от среды бактериальной массы.

Данные опытов приведены в табл. 5.

Таблица 5

Сбраживание меченой глюкозы и радиоактивность бактериальной массы

№ опыта	Состав среды	Радиоактивность углевода до брожения, имп/мин на 1 г (а)	Радиоактивность бактериальной массы, имп/мин на 1 г (б)	Радиоактивность сбраживаемой глюкозы, перешедшей в бактериальную массу, % (б.100) а
1	Водная вытяжка из со- лодовых ростков $- C^{14}$ глюкоза	160 000	68 571	42,8
2	То же	145 000	72 000	49,6

Из опытов следует, что бактериальная масса в результате своего развития на меченой глюкозе приобретает высокую радиоактивность. Радиоактивность бактериальной массы в импульсах в минуту на 1 г сухого вещества, отнесенная к радиоактивности сбраживаемой глюкозы, выраженной также в импульсах в минуту на 1 г сухого вещества, составляет 42,8—49,6%.

В следующих опытах было прослежено нарастание радиоактивности бактериальной массы по ходу брожения. Результаты одного из опытов представлены в табл. 6.

Таблица 6
Изменение радиоактивности бактериальной массы в ходе сбраживания меченой глюкозы

Время брожения, часы	Радиоактивность, имп/мин		Вхождение метки в бактериальную массу, %
	на 1 г углевода	на 1 г бактерий	
0	233 300	0	0
24	Не опр.	10 000	4,3
48		43 000	18,4
68	»	96 200	41,2
92	220 000	113 200	48,5

Здесь, так же как и в других параллельных опытах, по мере сбраживания сахара радиоактивность бактериальной массы увеличивается и становится значительной к концу брожения. К 92 час. от начала опыта она составляла 113 200 имп/мин на 1 г.

Следовательно, сахар или продукты его превращения во время брожения потребляются из среды на построение бактериальной массы. Полученные данные о потреблении азотистых веществ среды бактериями, а также о включении в клетку меченых по углероду азотистых веществ и меченой глюкозы показывают, что при развитии в условиях брожения происходит значительное выделение каких-то веществ из клетки в среду.

В связи с изложенным нам казалось возможным в какой-то мере подойти к исследованию интенсивности диссимиляционных процессов путем использования в опытах молочнокислых бактерий, предварительно меченных по углероду.

Исходя из состава бактериальных клеток, наиболее удобным оказалось пометить азотистую часть веществ бактерий. С этой целью молочнокислые бактерии выращивались на среде, содержащей азотистые вещества, меченные по углероду (дрожжевой меченый автолизат), и немеченую глюкозу.

Выращенные, таким образом, меченые молочнокислые бактерии отделялись от среды, отмывались от остатков меченых веществ среды, на которой они выращивались, и переносились в среду обычного состава, не содержащую никаких меченых соединений.

Для изучения обмена веществ, не связанного с размножением клеток, в опытах использовалось большое количество бактерий с целью максимального подавления их прироста.

В конце опыта, после брожения, бактериальная масса отделялась от среды и меченые соединения определялись путем подсчета радиоактивности среды, предварительно отфильтрованной через мембранный фильтр. Результаты опытов сведены в табл. 7.

Таблица 7

Выделение радиоактивных веществ из бактерий во время брожения

Выделение радиоактивных веществ из бактерий									
Состав среды	Количество		Радиоактивность, имп/мин				Время брожения, сутки	Общая отдача в среду, имп/мин	Отдача к исходной радиоактивности бактерий, %
	среды, мл	внесенных бактерий, г	Бактерий на 1 мг		среды на 1 мл				
			до опыта	после опыта	до опыта	после опыта			
3%-ный отвар солодовых ростков и 40%-ный раствор глюкозы	40	0,3	640	524	0	885	6	35 400	18
	40	0,25	1000	724	0	600	4	24 000	9

В одном из опытов радиоактивность оказалась равной 885, в другом — 600 имп/мин на 1 мл среды. Пересчет этих величин на исходную радиоактивность бактериальной массы дает отдачу веществ за весь процесс в одном опыте 18, в другом — 9%. Однако полученные сведения не могут быть достаточно точными, так как в данном случае требуется накопление большего экспериментального материала с большим числом повторностей опытов. Тем не менее проведенное исследование указывает на интенсивный обмен веществ между средой и клеткой при брожении за счет неразмножающейся бактериальной массы.

Однако эти опыты не исключают возможность появления радиоактивных веществ в среде за счет частичного автолиза отмирающих бактерий.

Можно также предположить, что значительная отдача метки в среду во время брожения могла зависеть от того, что на поверхности исходной бактериальной массы при выращивании прочно сорбировались радиоактивные вещества среды, от которых не удавалось освободиться во время отмывки бактериальной массы, но которые легко могли десорбироваться во время брожения и, таким образом, были бы приняты за отдачу веществ из клетки вследствие обмена. С целью проверки этого предположения был поставлен следующий опыт.

Обычная бактериальная масса, выращенная на немеченой среде, переносилась в 6%-ный раствор C^{14} -глюкозы, имеющий радиоактивность, равную 225 000 имп/мин на 1 г среды. Такая взвесь ставилась на холод при температуре $+4^{\circ}$. В этих условиях бактерии оставались живыми, но не бродили. Через трое суток бактериальная масса отфильтровывалась, промывалась водой до нулевой радиоактивности промывных вод. Навеска отмытой бактериальной массы показывала активность 1,5—2 имп/мин, что составляло настолько незначительную величину по сравнению с радиоактивностью бактериальной массы, полученной при сбраживании меченой глюкозы, что ею можно было пренебречь.

В целом, полученные данные позволяют разделить процесс молочнокислого брожения на две стадии. В первой стадии идет преимущественный рост числа клеток и потребление азотистых продуктов среды на фоне сравнительно слабо выраженного потребления и сбраживания углеводов. К аналогичным выводам пришел и Кауфман (Kaufmann, 1952), изучая экономические коэффициенты в ходе развития *Bact. Delbrückii*.

Соответственно слабому потреблению и сбраживанию углеводов радиоактивность бактериальной массы в опытах по сбраживанию меченой глюкозы невелика. Во второй стадии процесса, во время главного брожения, бактериальная масса численно увеличивается мало, но радиоактивность ее резко возрастает.

Сравнивая биохимический состав бактериальной массы с ее радиоактивностью, полученной за счет сбраживания меченой глюкозы, и допуская, что глюкоза без существенной перестройки используется на построение углеводов бактериальной клетки в соотношении 1,1 : 1 (180 : 162), следовало бы ожидать сравнительно низкую радиоактивность бактерий, соответствующую количеству использованного для этой цели сахара. Но жиры и жироподобные вещества бактерий тоже могли быть построены целиком из углеводов среды после соответствующей перестройки последних в процессе молочнокислого брожения. При этом радиоактивность жировых веществ (судя по содержанию углерода в жире) должна возрасти по сравнению с углеводной частью клетки в два раза.

Если принять все это во внимание и сделать соответствующий расчет, исходя из состава бактериальной массы, то на долю продуктов сбраживания углеводов, включенных в азотистые вещества клеток, будет приходится

$$\frac{88,8 \times 68571 - [8,5 \times 2 + (7,6 + 5,7) \times 1,4] \times 160000}{67} = 15348 \text{ имп/мин на 1 г}$$

для бактериальной массы, полученной в первом опыте, представленном в табл. 5. Для второго опыта соответствующая величина будет равна 26974 имп/мин на 1 г. При содержании углерода в глюкозе, равном 40%, а в белках и азотистых веществах — 52%, включение углерода сбраживаемой глюкозы составит:

$$\frac{52 \times 15348 \times 100}{40 \times 160000} = 13\% \text{ — для биомассы первого опыта,}$$

$$\frac{52 \times 26974 \times 100}{40 \times 145000} = 24\% \text{ — для биомассы второго опыта.}$$

Такой невысокий процент включения радиоактивного углерода сбраживаемой глюкозы в белковую фракцию азотистых веществ клетки согласуется с отмеченным фактом незначительной радиоактивности бактериальной массы в период формирования ее за счет азотистых продуктов среды. Появление радиоактивного углерода в азотистых веществах при сбраживании C^{14} -глюкозы является результатом использования продуктов распада углеводов при молочнокислом брожении на синтез, а также указывает на то, что процессы синтеза азотистых веществ при росте бактерий протекают в тесной связи с процессом сбраживания углеводов.

Если же допустить, что азотистые вещества бактериальных тел синтезируются только за счет азотистых компонентов среды, то радиоактивность бактериальной массы, полученной в одном из опытов (табл. 3), будет равной

$$\frac{67 \times 1154000}{88,8} = 870698 \text{ имп/мин на 1 г.}$$

Для второго опыта соответствующая величина составит

$$\frac{67 \times 3087000}{88,8} = 2329155 \text{ имп/мин на 1 г.}$$

Более низкая радиоактивность, найденная в опытах может быть объяснена только тем, что синтез азотистых веществ клетки связан с перес-

стройкой азотистых веществ среды при непосредственном участии в этом процессе продуктов сбраживания углеводов.

Уменьшение к концу брожения радиоактивности бактерий, выращенных на среде с меченым автолизатом, по-видимому, связано с непрерывно протекающим обменом веществ между клеткой и средой, а также с накоплением в бактериальных телах по мере их старения безазотистых веществ и жиров за счет промежуточных продуктов сбраживания углеводов, которые в данных опытах были представлены немеченой глюкозой.

ВЫВОДЫ

1. В первый период молочнокислого брожения, длящийся от 6 до 12 час., протекает интенсивное размножение бактерий на фоне слабо-выраженного сбраживания сахара.

2. Интенсивное размножение бактерий сопровождается максимальным потреблением азотистых веществ среды. Наблюдающееся увеличение содержания азота в среде к концу брожения, по-видимому, связано с выделением каких-то азотистых соединений бактериальной клеткой.

3. Сахара или промежуточные продукты их сбраживания используются на биосинтез бактериальной массы. При сбраживании глюкозы, меченой C^{14} по всей углеродной цепи, меченый углерод входит во все составные части бактериальной клетки, в том числе и в азотистые вещества. Отношение радиоактивности бактериальной массы к радиоактивности сбраживаемых углеводов составляет 42,8—49,6%.

4. Потребляемые азотистые вещества среды перестраиваются в азотистые вещества клеток с участием сбраживаемых углеводов. Радиоактивность азотистых веществ бактериальной массы, образующейся в среде, где в качестве единственного источника радиоактивного углерода были меченые азотистые вещества, к концу брожения понижается, составляя при этом 48,5—55,0% от радиоактивности азотистых веществ среды. Понижение радиоактивности связано с использованием промежуточных продуктов сбраживания сахара, представленного в данных опытах немеченой глюкозой, на синтез азотистых веществ бактериальной клетки.

5. Интенсивность пластического обмена у развитой культуры, поставленной в условия отсутствия размножения, при брожении достаточно велика и составляет от 9 до 18%.

6. Полученные данные показывают, что около половины вещества бактериальной клетки построено за счет углеводов среды. Следовательно, процесс сбраживания углеводов для гомоферментативных молочнокислых бактерий является таким процессом, в результате которого образуются промежуточные вещества, идущие на построение бактериальной клетки.

ЛИТЕРАТУРА

- Белосерский А. Н. и Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. Изд-во «Сов. наука», М., 1951.
 Асланов А. Е. и Веселов И. Я. Роль углекислоты в процессе брожения пива. Тр. ВНИИПН, 1952, вып. 2, стр. 13.
 Веселов И. Я. и Левачева В. М. О скорости обмена веществ у пивных дрожжей при сбраживании сусла. Тр. ВНИИПН, 1954, вып. 4, стр. 52.
 Веселов И. Я., Левачева В. М. и Фролова Э. Г. C^{14} в изучении скорости обмена веществ у дрожжей и молочнокислых бактерий. Сессия АН СССР по мирному использованию атомной энергии, 1955, стр. 270.
 Вышепан Е. Д. при участии Могилевской Э. Г. К вопросу о синтезе аминокислот.

- кислот из кетокислот и аммонийных солей у микроорганизмов. Биохимия, 1948, т. 13, стр. 32.
- Капланский С. и Шмерлинг Ж. Синтез аминокислот в тканях. 4. Синтез аминокислот из дикарбоновых кислот в срезах печени и почек. Биохимия, 1945, т. 10, стр. 296.
- Костычев С. П. О брожении. СПб., 1914.
- Костычев С. П. Физиология растений, М.—Л., ч. 1, гл. 8. Сельхозгиз, 1937.
- Лопушанский А. И. и Лопушанский Н. И. К вопросу об энергетике биологических синтезов. Биохимия, 1955, т. 20, стр. 251.
- Работнова И. Л. Микроорганизмы как реагенты при количественном определении витаминов и аминокислот. Усп. совр. биол., 1947, т. 23, стр. 305.
- Стефенсон М. Метаболизм бактерий. ИЛ 1951.
- Таусон В. О. О действительном использовании энергии гетеротрофными микробами. Микробиология, 1935, т. 4, стр. 166.
- Таусон В. О. Энергетика синтетических процессов в клетке. Изд-во «Сов. наука», 1940, т. 9, стр. 63.
- Таусон В. О. Энергетика процесса жиорообразования. Микробиология. 1945, т. 14, стр. 3.
- Таусон В. О. О связи синтетических процессов с дыханием. Изв. АН СССР, серия биол., 1945, т. 5, стр. 514.
- Таусон В. О. Энергетика ассимиляционных процессов у гетеротрофов. Бот. журн. СССР, 1946, 31, 3, 3.
- Фостер Д. Химическая деятельность грибов. ИЛ, 1950.
- Шапошников В. Н. Техническая микробиология. Изд-во «Сов. наука», 1948.
- Barker H. The oxidative metabolism of the colorless alga *Prot. zopfii*. J. cell. a. comp. Physiol., 1936, 8, 231.
- Cori C., Schmidt G. a. Cori G. The synthesis of polysaccharide from glucose-1-phosphate in muscle extract. Science, 1939, 89, 464.
- Fink H., Krebs J. u. Lechner R. Zur Theorie der Zellsubstanz synthese und der maximalen hefeernten. Biochem. Z., 1939, 301, 143.
- Friedemann F., Graeser J. The determination of lactic acid. J. Biol. Chem., 1933, 100, 291.
- Fromageot C. u. Desnuelle P. Über die Synthese von aminosäuren durch Hefe. II. Mitteilung: Isolierung von Alanin. Biochem. Z., 1931, 273, 24.
- Fromageot C. u. Desnuelle P. Über das Oxydoreduktions potential von Hefesuspensionen und einige damit im Zusammenhang stehende Fragen. Bioch. Z., 1935, 279, 34.
- Gottschalk A. The synthesis of polysaccharides by yeast cells fermenting anaerobically glucose, fructose, or mannose. Australian. J. Expt. Biol. Med. Sci., 1942, 20, 201.
- Kaufmann W. Untersuchungen über den Energiehaushalt der Hefezelle und die Ökonomie einiger Energiestoffwechseltypen anderer Mikroorganismen. Archiv für Mikrobiologie, 1952, 17, 319.
- Kleizeller A. Synthesis of Lipides. Advanced in Enzymology. 1948, VIII, 299.
- Kluyer A. Atmung gärung und Synthese in ihrer gegenseitigen Abhängigkeit. Archiv für Mikrobiologie, 1930, I, 190.
- Kluyver A. The chemical activities of microorganisms. London, 1931.
- Meyerhof O. Über den Einfluß des Sauerstoffs auf die alkoholische Gärung der Hefe. Biochem. Z., 1925, 162, 543.
- Sewell C., King H. Metabolism of pyruvate by Washed suspensions of *Bac. subtilis*. Biochem. J., 1954, 58, 4.
- Siegel B., Clifton C. Energetics and assimilation in the combustion of carbon Compounds by *E. coli*. J. Bact., 1950, 60, 585.
- Sonderhof R. a. Thomas. H. Die enzymatische Dehydrierung der Trideutero-essigsäure. Justus Liebigs annalen der chemie. 1937, 530, 195.
- Starkey R. Lipid production by a soil yeast. J. of Bact., 1946, 51, 33.
- Stier T. Carbohydrate and lipid assimilation in baker's yeast. Cold Spring harbor symposia on Quantitative biology, 1939, 7, 385.
- Van Niel C., Anderson E. On the occurrence of fermentative assimilation. J. Cell a. comp. Physiol., 1941, 20, 49.
- White J. a. Munns D. Carbon assimilation in yeast growth. Amer. Brewer, 1954, 87, N 2, 35, 36, 41, 46, 74—94.
- Wilner B. a. Clifton C. Oxidative assimilation by *Bac. subtilis*. J. of Bact., 1954, 67, 571.
- Winzler R. a. Baumberger J. The degradation of Energy in the metabolism of yeast cells. J. Cell. a. comp. Physiol., 1938, 12, 183.

М. Р. Г и б ш м а н

**ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ
НА РАЗВИТИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА
МОЛОЧНОКИСЛЫХ СТРЕПТОКОККОВ В МОЛОКЕ И СЫРЕ**

(Всесоюзный научно-исследовательский институт маслодельной и сыродельной промышленности)

Настоящая статья является кратким обзором исследований, проведенных в нашем институте за последние годы по подбору культур для заквасок, применяемых в сыроделии, и по изучению факторов, влияющих на их развитие.

Бактериальная закваска для сыров голландской группы должна быть активной по кислотообразованию, так как для качества сыра очень важно, чтобы сбраживание молочного сахара и понижение величины рН в сырной массе протекало достаточно энергично и заканчивалось в первые 10 дней (в зависимости от вида сыра). В ее состав необходимо вводить ароматообразующие стрептококки, продуцирующие углекислый газ, что обуславливает образование рисунка в сыре. Бактерии закваски должны вызывать распад белковых веществ в направлении, свойственном для данного вида сыра. Главная роль в созревании сыров голландской группы принадлежит молочнокислым стрептококкам, поэтому мы и останавливаемся в основном на их изучении.

**ВЛИЯНИЕ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ МОЛОКА
НА БИОХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА МОЛОЧНОКИСЛЫХ СТРЕПТОКОККОВ**

По данным Гибшман (1948) и Гибшман, Аристовой и Дерябиной (1957), активные культуры *Str. lactis* мало чувствительны к сезонным изменениям молока, но и они в весенний период продуцируют меньше молочной кислоты. Значительно более чувствительными являются *Str. paracitrovorus* и *Str. citrovorus*, которые весной теряют способность к сбраживанию некоторых сахаров и образуют меньшие количества летучих жирных кислот. Дерябина (1956) наблюдала ослабление способности к газообразованию у ароматообразующих стрептококков при культивировании их в зимний период. По данным Кругловой (1954), *Str. diacetylactis* продуцировали самое низкое количество диацетила в апреле. Чулак и Минвел (Czulak a. Meanwell, 1935) отмечают, что в зимний период в ряде местностей они наблюдали понижение активности у *Str. lactis* и *Str. cremoris* (одноштаммовые закваски). Подобное явление авторы объясняют присутствием в молоке ингибирующего вещества, действие которого летом уменьшается в связи с тем, что в этот период в молоке возрастает количество ростовых веществ.

В настоящей работе мы изучали влияние сезонных изменений молока на способность ароматообразующих стрептококков к продуцированию газа, поскольку в сыре в весенние месяцы иногда наблюдается отсутствие рисунка. Для изучения были взяты пять культур *Str. paracitrovorus* и четыре — *Str. diacetylactis*. Периодически (в 1956 г. — четыре раза и в 1957 г. — почти ежемесячно) они пересевались в молоко трех разных

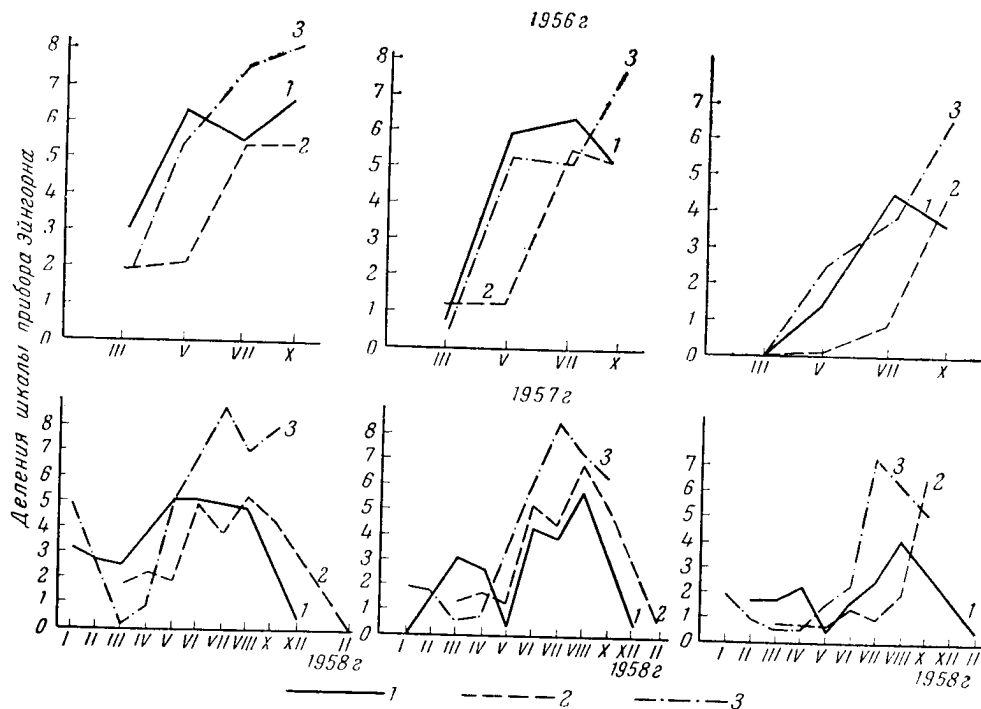


Рис. 1. Влияние сезонных изменений молока на способность *Str. paracitrovorus* к газообразованию:

1 — молоко с фермы «Алтыново»; 2 — с фермы «Первое мая»; 3 — с фермы «Урожай»;
(на графиках слева направо штаммы 30₉₀, 245₇, 302₁₂)

молочнотоварных ферм. При каждом исследовании проверялась способность культур к газообразованию (в приборах Эйнгорна в течение четырех дней при 30°) и кислотообразованию. Повторность наблюдений трех-четырёхкратная. Все культуры *Str. diacetylactis* продуцировали в молоке много молочной кислоты, что задерживало газообразование, а две культуры *Str. paracitrovorus* вообще почти не давали в молоке газа; поэтому приводим данные для трех культур *Str. paracitrovorus* (30₉₀, 245₇, 302₁₂).

На основании двухлетних наблюдений можно было установить некоторые общие закономерности. Наибольшее количество газа *Str. paracitrovorus* продуцировали при перевивках их в молоке летнего периода: в 1956 г. — с мая по октябрь, а в 1957 г. — с июня по октябрь. В зимний и, особенно, весенний периоды способность культур к газообразованию резко подавлялась (рис. 1). Способность к газообразованию у *Str. paracitrovorus* зависела также от различий в свойствах молока, полученного от разных стад (разных ферм). Эти различия были обусловлены в основном кормлением и содержанием, но не породой коров, так как все они были ярославской породы.

Самое сильное газообразование наблюдали на молоке с фермы «Урожай», более низкое — с фермы «Алтыново» и самое низкое — с фермы «1 мая».

Кислотообразование культур не совпадало с их способностью к продуцированию газа. При одной и той же титруемой кислотности культуры образовывали разные количества газа (при 68° — 0,2, а при 70° — 4,4 деления прибора Эйнгорна). Однако при более активном кислотообразовании культуры продуцировали более высокие количества газа, что выявлялось в период с июля по октябрь.

На ферме «Алтыново» коровы в течение года получали полноценное нормированное кормление: зимой и весной — сено, корнеплоды, силос и концентрированные корма, а летом — дополнительно к зеленому корму еще концентрированные корма (на других фермах рационы нам неизвестны). Несмотря на полноценное кормление коров, и здесь отмечены колебания в газообразовании культур при перевивках их на молоке в разные сезоны.

Исследования химического состава молока с ферм «Урожай» и «Алтыново», проводившиеся ежемесячно в течение 1956 и 1957 гг. (сотрудницей нашего института Степановой), показали некоторые колебания в его составе. Количество сухих веществ в молоке было самым низким в весенние (11,18—12,15%) и наиболее высоким в осенние и зимние месяцы (начиная с сентября — 13,08—14,6%). Содержание белка, в том числе и казеина, также было более низким в период с февраля по май (белка 2,66—2,9 и казеина 2,05—2,28%) и высоким — в осенние и зимние месяцы (3,07—3,83%). Количество молочного сахара колебалось в течение года в пределах 4,79—5,02% (с более низким содержанием в осенние месяцы). Наши исследования показали, что в зимний период, когда в молоке повышалось количество сухих веществ и белков, газообразование у *Str. paracitrovorus* понижалось. Следовательно, способность микроорганизмов к газообразованию не находится в прямой зависимости от содержания указанных веществ, но возможно, что последние играют известную роль. Это предположение частично подтверждается более активным газообразованием у всех трех культур *Str. paracitrovorus* на молоке с фермы «Урожай», которое отличалось от молока с фермы «Алтыново» большим содержанием сухих веществ и белков (сентябрь: «Урожай» — 14,9% сухих веществ; «Алтыново» — 12,08%). Для выяснения вопроса о том, каких веществ не хватает в молоке в весенний период, к нему добавляли глюкозу, галактозу, лактозу, лимоннокислый натр и соли молочной кислоты. Однако это ни в одном случае не усиливало способности культур к газообразованию. Но введение в молоко десятых долей процента дрожжевого автолизата, вытяжки из проросших хлебных зерен или других препаратов, богатых факторами роста, повышало продуцирование газа до уровня, который мы получали на лучшем молоке в летний период. Понижение способности культур к газообразованию вызвано, по-видимому, недостатком в молоке факторов роста. Это, в свою очередь, связано с обеднением кормов в конце стойлового периода факторами роста (Солун, 1944). Чтобы выяснить, при каких источниках углерода штаммы *Str. paracitrovorus* обладают способностью продуцировать газ, была взята синтетическая среда (состав среды в %: KH_2PO_4 — 0,5; Na_2HPO_4 — 0,2; MgSO_4 — 0,1; NaCl — 0,1; NH_4Cl — 0,1; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — следы; FeCl_3 — следы, пептон — 0,5; дрожжевой автолизат — 2; pH — 6,8), к которой добавляли лактозу, глюкозу, галактозу (по 1% каждой) и 0,3% лимоннокислого натра, а также смеси этих веществ.

Исследования показали, что каждый из этих источников углерода в отдельности не давал удовлетворительных результатов — количество газа было ничтожным (рис. 2).

Совершенно иная картина наблюдалась, когда в синтетическую среду добавляли одновременно сахар и цитрат. Самое сильное газообразование, приближающееся к таковому в молоке, отмечено при внесении

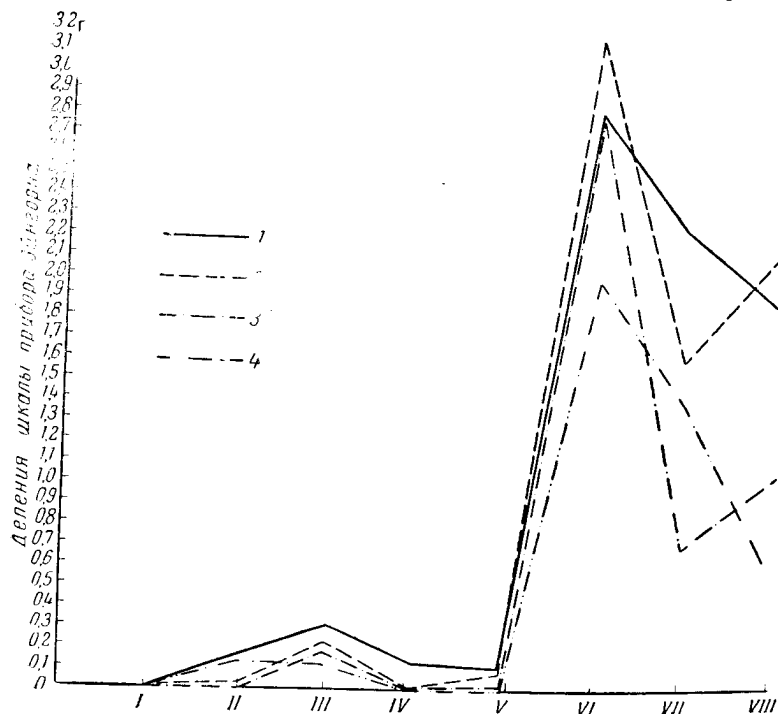


Рис. 2. Образование газа культурами *Str. paracitrovorus* на синтетической среде с добавлением разных источников углерода:

1 — шт. 3086; 2 — шт. 245; 3 — шт. 30212; 4 — шт. 910.
 I — контроль; II — лактоза; III — глюкоза; IV — галактоза; V — лимоннокислый натрий; VI — лактоза + лимоннокислый натрий; VII — глюкоза + лимоннокислый натрий; VIII — галактоза + лимоннокислый натрий.

в среду одновременно лактозы и цитрата (Gibson a. Abdel-Malek, 1945). Значительно меньшее газообразование происходило при внесении вместо лактозы, глюкозы и галактозы. В качестве источника углерода были испытаны также молочная, лимонная, уксусная и пировиноградная кислоты и соли молочной кислоты. Однако ни в одном случае не наблюдали образования газа в количествах, имеющих практическое значение. Культуры *Str. diacetylactis*, как указывалось выше, продуцировали значительно меньше газа, чем *Str. paracitrovorus*, но и в этом случае ощутимые количества газа образовывались только при одновременном присутствии в среде сахара (лучше лактозы) и цитрата. Необходимыми для газообразования компонентами среды служат также факторы роста. Это подтверждается тем, что в молоке, полученном в весенний период, содержится почти такое же количество молочного сахара и лимонной кислоты, как и в летний период, однако способность к газообразованию у ароматообразующих стрептококков на этом молоке резко понижается. Только

после добавления к нему препаратов, богатых факторами роста (дрожжевого автолизата и др.), ароматообразующие бактерии начинают активно продуцировать газ.

ВЛИЯНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА СРЕПТОКОККОВ В ЗАКВАСКЕ НА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В СЫРЕ

Для выяснения этого вопроса были взяты четыре закваски разного состава: 1) смесь шести штаммов *Str. lactis*, 2) та же смесь + два штамма *Str. diacetilactis*, 3) та же смесь + те же штаммы + два штамма *Str. paracitrovorus*, 4) та же смесь + те же два штамма *Str. paracitrovorus*.

При составлении закваски в молоко вносили одинаковые количества *Str. lactis* и *Str. diacetilactis* и в два раза больше *Str. paracitrovorus*.

Опыты проводились при выработке костромского сыра¹. При изготовлении сыра брали одно и то же пастеризованное молоко, разлитое в четыре сырные ванны по 300 л в каждую. В молоко вносили 0,4% закваски. Технологические условия выработки сыра были одинаковыми во всех ваннах. Повторность опытов пятикратная. Сыр исследовался после прессования через 5, 10, 30 и 75 дней. Кроме обычных анализов, было проведено детальное изучение микрофлоры сыра. В указанные сроки производились посевы на чашки Петри с агаризованным гидролизатом молока, приготовленным по рецепту Богданова (1950). Все выросшие колонии с 0,25 площади чашки (в количестве около 50) переносились в стерильное молоко. После этого изучали биохимические и морфологические свойства выделенных штаммов и идентифицировали их.

На интенсивность микробиологических процессов в костромском сыре оказывал влияние состав закваски. Количество бактерий было выше (3200 млн.) в сырах, выработанных на закваске, в состав которой входили культуры *Str. diacetilactis* (сыры 2 и 3), и ниже (2300 млн.) в сырах, выработанных на одних культурах *Str. lactis* или смеси их с *Str. paracitrovorus* (сыры 1 и 4).

В соответствии с изменением состава закваски изменялась и микрофлора сыра. Так в сыре 1 до 30-дневного возраста были найдены только введенные с закваской культуры *Str. lactis*. В сыре 4, кроме *Str. lactis* обнаружены в небольшом количестве (6%) еще *Str. paracitrovorus*.

Значительно отличались по составу микрофлоры сыры 2 и 3. Примерно 40% всех найденных в них бактерий составляли *Str. diacetilactis*. Это объясняется тем, что культуры *Str. diacetilactis* и *Str. lactis* были одинаково активными.

В 1 мл каждой из этих культур (в молоке) содержалось по 2300 и 2100 млн. клеток, тогда как *Str. paracitrovorus* отличался медленным развитием в молоке, а в 1 мл чистой культуры было только 500 млн. клеток. Поэтому, несмотря на то, что при составлении закваски в молоко вводили в два раза больше *Str. paracitrovorus* по сравнению с другими компонентами, развитие их как в молоке, так и в сыре тормозилось более активными штаммами стрептококков. Все отмеченные колебания в микрофлоре сыра обязаны только влиянию состава закваски, так как во всех опытных сырах не было найдено бактериофага и антагонизма между бактериями также не установлено. В сырах кондиционной зрелости обнаружены еще слабые по кислотообразованию молочнокислые палочки в количестве 43—63% всей микрофлоры. Они представляли собой остаточную микрофлору пастеризованного молока, которая начала развиваться после вымирания основной массы бактерий закваски. Столь

¹ Один из сыров голландской группы.

существенные различия в составе микрофлоры опытных сыров значительно повлияли на процессы брожения.

Культуры *Str. lactis* в сыре 1 вызывали одностороннее гомоферментативное брожение, в результате чего активная кислотность быстро повышалась и держалась в сыре на высоком уровне до конца его созревания ($pH=5,14-5,29$). Высокая активная кислотность в этом сыре тормозила распад белковых веществ и отрицательно влияла на его вкусовые достоинства (кисловатый, горьковатый), рисунок отсутствовал, а консистенция была твердой с «самокольными» трещинами, что резко понизило качество сыра. Дополнительное введение в состав закваски культур *Str. paracitrovorus* мало изменило начальную величину pH сыра (5,18), но к концу созревания она повысилась до 5,41. Это несколько улучшило развитие биохимических процессов в сыре и, как следствие, — его вкус и рисунок, но консистенция сыра все еще не была удовлетворительной. Сыры 2 и 3, в которых 40% всей микрофлоры составляли *Str. diacetylactis* и брожение носило гетероферментативный характер, отличались более низким уровнем активной кислотности ($pH=5,22-5,42$), что способствовало более быстрому автолизису бактериальных клеток и усиливало распад белковых веществ. По данным Климовского (1957), эти сыры при кондиционной зрелости характеризовались более высоким содержанием свободных аминокислот (на 55%), чем сыры, выработанные на одних культурах *Str. lactis*. Введение в состав закваски культур *Str. diacetylactis* улучшало качество сыра, но самую высокую оценку получили сыры из ванны 3, выработанные на культурах *Str. Lactis* и двух видах ароматообразующих стрептококков *Str. diacetylactis* и *Str. paracitrovorus*. Сыры имели хороший вкус, рисунок и консистенцию. Эти три вида стрептококков и вводятся в состав закваски для сыров голландской группы.

Качество закваски определяется не только ее бактериальным составом, но также устойчивостью этого состава при пересадках в заводских условиях. Выпадение ароматообразующих стрептококков из состава закваски и применение одних культур *Str. lactis*, как мы видели выше, весьма отрицательно отражается на качестве сыра. Поэтому при подборе культур для закваски применяются штаммы стрептококков, устойчивые к бактериофагу (не показывающие видимой чувствительности к нескольким выделенным вновь на производстве бактериофагам) и не являющиеся антагонистами по отношению друг к другу. Кроме того, во избежание приспособления фага к культурам закваски в заводских условиях смену закваски на заводе следует производить через 6—7 дней.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВТОРОГО НАГРЕВАНИЯ НА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В СЫРЕ

Микробиологические процессы существенно изменяются под воздействием технологических факторов. Важнейшим из них является температура второго нагревания. При выработке костромского сыра мы изучали влияние небольших отклонений в температуре второго нагревания ($3-6^{\circ}$), которые иногда допускаются мастерами на производстве. Условия проведения опытов те же, что и при изучении влияния состава закваски. В состав закваски входили три вида молочнокислых стрептококков — *Str. lactis*, *Str. diacetylactis* и *Str. paracitrovorus* — и небольшое количество молочнокислых палочек (производственная закваска). Для изучения были взяты три температуры второго нагревания: 40 , 43 и 46° . Повышение температуры второго нагревания только на три градуса (с 40 до 43°) приводило к уменьшению числа бактерий в сыре в два

раза (с 3200 до 1600 млн.), а повышение — на 6° (до 46°) вызывало понижение количества бактерий почти в четыре раза (с 3200 до 900 млн.).

С целью выявления селекционирующего действия температуры второго нагревания детально изучался состав закваски, взятой перед внесением ее в сырную ванну, и сыра — в разные периоды его созревания.

Исследование состава закваски показало, что *Str. lactis* составляли 60% ее микрофлоры, *Str. diacetylactis* — 39,6% и *Str. paracitrovorus* — 0,5%. Молочнокислые палочки встречались в очень малых количествах (единичные клетки в поле зрения препарата из закваски).

Состав микрофлоры сыров, выработанных на этой закваске, существенно изменялся под влиянием небольших отклонений в температуре второго нагревания. Повышение температуры до 46° оказывало неодинаковое влияние на различные группы бактерий. Так, развитие *Str. diacetylactis* при этой температуре резко подавлялось, и количество их в период максимального размножения не превышало 12,5% всей микрофлоры сыра, тогда как в закваске их было значительно больше (около 40%).

Размножение молочнокислых палочек при высокой температуре второго нагревания, наоборот, активизировалось. В сыре после прессования они составляли 16,6% всей микрофлоры, через 30 дней — 52% и через 75 дней — 72%.

При более низких температурах второго нагревания — 43 и 40° — наблюдались большие изменения в составе микрофлоры сыра. Резко усиливалось развитие в этих сырах *Str. diacetylactis*; их содержание достигло 43—49% всей микрофлоры. Количество же молочнокислых палочек сильно понижалось: при температуре второго нагревания — 43° — в 30-дневном сыре их было около 25, а при 40° — только 5,5%.

Ароматообразующие стрептококки типа *Str. paracitrovorus* во всех опытных сырах содержались в малых количествах — 3—6%.

При повышении температуры второго нагревания до 46° также наблюдалось значительное подавление биохимической активности молочнокислых стрептококков. Штаммы стрептококков, выделенные из этого сыра в разные периоды его созревания, отличались ослабленной способностью к кислотообразованию (0,6% молочной кислоты, а большей частью еще ниже) и к продуцированию летучих жирных кислот, тогда как стрептококки из закваски в 90% случаев были активными кислотообразователями (0,8—0,99% молочной кислоты).

Более низкие температуры второго нагревания не тормозили активности бактерий. Так, в сыре с температурой 43° почти все стрептококки (98%) были активными продуцентами молочной кислоты, хотя количество их было в два раза ниже, чем в сыре с температурой 40°. Подавление размножения и активности бактерий в сыре с температурой 46° привело к торможению молочнокислого процесса. Кроме того, сильное развитие в этом сыре молочнокислых палочек внесло существенные изменения в процесс распада белковых веществ. По данным Климовского (1957), наиболее характерным для этих сыров было увеличение количества свободных аминокислот и, главное, — повышение относительного содержания глутаминовой кислоты, которая, по мнению ряда авторов, служит одним из компонентов, обуславливающих вкус швейцарского сыра. Действительно, костромской сыр с температурой второго нагревания 46° во многих случаях имел пряный и сладковатый вкус, совершенно не типичный для сыров голландской группы, консистенция была плотной и твердой, и он получил более низкую качественную оценку. Сыр с температурой второго нагревания 40° иногда имел кисловатый и горьковатый вкус, неравномерный и мелкий рисунок, но хорошую кон-

систенцию и потому получил более высокую оценку, чем предыдущий. Самым лучшим был сыр с температурой второго нагревания 43°. Он имел наиболее выраженный, типичный для костромского сыра вкус, хороший рисунок и удовлетворительную консистенцию.

Таким образом, даже небольшие отклонения в температуре второго нагревания при производстве костромского сыра (на 3 и 6°) весьма существенно влияли на количество, состав и активность его микрофлоры, что, в свою очередь, изменяло направление биохимических процессов в сыре и значительно отражалось на качестве. Повышение температуры второго нагревания до 46° при производстве костромского сыра является недопустимым.

В проведении исследований принимала участие И. Н. Белоусова.

ВЫВОДЫ

1. Сезонные изменения молока оказывают влияние на биохимическую активность молочнокислых стрептококков. Газообразование в культурах стрептококков возможно только при наличии в среде сахара и цитрата. На способность к газообразованию большое влияние оказывает наличие в молоке факторов роста; по-видимому, имеет значение также содержание в нем сухих веществ. Различия в газообразовании *Str. paracitrovorus* при перевивке их в молоко, полученное от разных стад, вызваны различным кормлением и содержанием коров, но не различиями в породах.

2. Видовой состав бактериальной закваски оказывает большое влияние на микробиологические процессы и характер брожения в сыре. Сыры, выработанные на закваске, в состав которой, кроме *Str. lactis*, входили *Str. diacetilactis* или дополнительно еще *Str. paracitrovorus*, были самого лучшего качества.

3. Температура второго нагревания при производстве сыра оказывает большое влияние на микробиологические процессы. Даже небольшое повышение температуры второго нагревания при производстве костромского сыра на 3 и 6° (с 40 до 43 и 46°) весьма существенно влияло на объем и активность его микрофлоры, что, в свою очередь, изменяло характер брожения и значительно отражалось на его качестве.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов В. М. Новые методы приготовления питательных сред для анализа микрофлоры молока и молочных продуктов. Микробиология, 1950, т. 19, вып. 2, стр. 147.
- Ги́бшман М. Р. Изменчивость молочнокислых стрептококков. I. Диссоциация гетероферментативных стрептококков. Микробиология, 1948, т. 17, вып. 4, стр. 278.
- Ги́бшман М. Р., Аристова В. А. и Дерябина Е. Н. Изменение активности молочнокислых стрептококков при культивировании их в молоке разных сезонов года. Сборник рефератов научных работ, 1957, вып. 4., стр. 62, Пищепромиздат.
- Дерябина Е. Н. Влияние *Str. lactis* и их фильтратов на развитие в молоке *Str. paracitrovorus*. Микробиология, 1956, т. 15, вып. 1, стр. 72.
- Климовский И. И. Основные факторы, определяющие направление биохимических процессов при созревании сыров голландской группы. Докл. произв.-техн. конференции о мерах повышения качества сыра. Изд. Мин-ва промысл. мясных и молочных продуктов СССР, М., 1957, стр. 40.
- Круглова Л. А. Влияние некоторых факторов на биологическую полноценность молока. Автореферат диссертации. (С.-х. акад. им. К. А. Тимирязева), 1954.
- Салун А. С. Витаминное питание сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, 1944.
- Gibson T. a. Abdel-Malek J. The formation of carbon dioxide by, lactis acid bacteria and Bacillus licheniformis and cultural method of detecting the process. J. Dairy Research, 1945, No. 1—2, p. 35.
- Czulak J. a. Meanwell. Seasonal variation in Cheese Starter activity. Dairy Sci. Abst. 1913, v. 15, No. 12, p. 991.

М. Б. Тевилевич

**ПОТРЕБНОСТЬ В ВИТАМИНАХ И СИНТЕЗ
НЕКОТОРЫХ ВИТАМИНОВ ГРУППЫ В
У КУЛЬТУР STREPTOCOCCUS LACTIS**

(Институт микробиологии АН УССР)

Исследователям, работающим в области молочной промышленности, как у нас, так и в других странах, хорошо известны факты ненормального сквашивания молока в определенные сезоны года (Королев, 1932; Гибшман, 1938; Hunter, 1949). На Украине, в частности, нарушение нормального течения молочнокислого брожения, вызываемого *Str. lactis*, нередко нарушается в весенний период.

Весной в составе молока происходят значительные изменения: уменьшается количество белкового азота, снижается содержание жирорастворимых витаминов А и Д, уменьшается количество некоторых витаминов группы В, изменяется минеральный состав (Королев, 1932; Инихов, 1956; Давыдов с сотр., 1956).

Изменения состава молока не могут не отразиться на обмене веществ молочнокислых стрептококков. Однако в литературе есть (правда немногочисленные) указания, что среди молочнокислых стрептококков изредка встречаются культуры, ведущие нормально процесс брожения на протяжении всех сезонов года.

Мы выделили из рыночной сметаны несколько культур *Str. lactis*, мало чувствительных к сезонным изменениям состава молока. У этих культур на протяжении всех сезонов года сохраняется высокая энергия кислотообразования, в то время как у большинства имеющихся в нашем распоряжении культур *Str. lactis* активность весной снижается.

Таким образом, среди культур *Str. lactis* как выделенных нами из сметаны, так и производственных мы обнаружили две группы культур — чувствительных к сезонным изменениям состава молока и мало чувствительных.

Настоящая работа посвящена изучению потребностей и способности к синтезу некоторых витаминов группы В у малочувствительных и чувствительных культур *Str. lactis*. В литературе есть данные о потребностях молочнокислых бактерий в различных факторах роста, в том числе и в витаминах группы В (Niven, 1944; Collins, Nelson a. Parmelee, 1950; Anderson a. Elliker, 1953), полученные на синтетических средах.

Однако результаты исследований, полученные на синтетических средах, не могут в полной мере дать представление о потребностях в витаминах у молочнокислых стрептококков в их естественной среде — молоке. Единственной работой, касающейся потребностей в витаминах

у молочнокислых непосредственно на молоке, является исследование Орла-Йенсена, опубликованное в 1936 г., когда уровень знаний о витаминах группы В был еще недостаточно высок.

При исследованиях на молоке, освобожденном от витаминов адсорбцией активированным углем, Орла-Йенсен (Orla-Jensen, 1936) показал, что молочнокислые стрептококки для нормального роста и размножения нуждаются в рибофлавине и пантотеновой кислоте. Эта работа и более поздние исследования других авторов, проведенные на синтетических средах, касались значения витаминов только для роста и размножения молочнокислых бактерий. Роль же витаминов группы В в молочнокислом брожении более сложна. Их влияние на энергию кислотообразования у молочнокислых стрептококков почти не изучено.

Исходя из этого, Непомнящая и Тевилевич изучали потребность *Str. lactis* в витаминах группы В, необходимых для их нормального роста и кислотообразования, на сборном молоке разных сезонов года, освобожденном от витаминов по методу Орла-Йенсена при естественном pH (6,4—6,8). К такому молоку добавлялись витамины в дозе, равной среднегодовому содержанию данного витамина в молоке, а также половина этой дозы. Было испытано действие витамина В, рибофлавина, пантотената Са, пиридоксина, никотиновой кислоты и биотина отдельно и смеси этих витаминов по общепринятой методике. Установлено, что для нормального роста и кислотообразования культуры *Str. lactis* нуждаются в рибофлавине, никотиновой кислоте и пантотенате Са. Отсутствие в среде биотина приводит к ослаблению роста. Добавление биотина активизирует рост *Str. lactis* (табл. 1). Половина среднегодовой дозы оказалась недостаточной. Для нормального кислотообразования нужно было добавлять полную среднегодовую дозу соответствующего витамина.

Выяснив, таким образом, аукограмму *Str. lactis* в молоке, освобожденном от витаминов, мы перешли к изучению потребности обеих групп культур в витаминах на неполноценном весеннем молоке. Таким молоком мы считаем образцы весеннего молока, на котором у чувствительных культур снижается энергия кислотообразования.

Наблюдая за течением молочнокислого брожения у ряда культур *Str. lactis*, мы установили, что на таком весеннем молоке только малочувствительные культуры способны образовывать много молочной кислоты, в то время как чувствительные культуры нуждаются в добавлении смеси витаминов, состоящей из рибофлавина, никотиновой кислоты, пантотената Са и биотина. При добавлении этой смеси витаминов к неполноценному весеннему молоку энергия кислотообразования у чувствительных культур повышалась. Подобное же действие оказывало добавление к весеннему молоку рибофлавина.

Энергия кислотообразования тесно связана с энергией размножения, и чувствительные культуры на весеннем молоке размножаются в несколько раз медленнее, чем малочувствительные. Добавление смеси витаминов, а также одного рибофлавина к образцам неполноценного молока стимулировало рост и размножение чувствительных культур, что отразилось на повышении энергии кислотообразования. Малочувствительные же культуры в тех же образцах молока интенсивно размножались и нормально сквашивали молоко.

Интересно отметить, что добавление рибофлавина к полноценному молоку вызывало нарушение молочнокислого брожения у чувствительных культур.

Очевидно, внесенная доза рибофлавина вместе с рибофлавином, имеющимся в данном образце молока, вызывает гипervитаминоз.

Таблица 1

Потребность *Str. lactis* в витаминах комплекса В в молоке, освобожденном от витаминов

Среда	Шт. 1		Шт. 2		Шт. 3		Шт. 6	
	время сгустывания молока, часы	кислотность (по Тернеру), град.	время сгустывания молока, часы	кислотность (по Тернеру), град.	время сгустывания молока, часы	кислотность (по Тернеру), град.	время сгустывания молока, часы	кислотность (по Тернеру), град.
Необработанное молоко	14	104	14	106	20	80	18	79
Молоко, освобожденное от витаминов	Нет роста		—	—	—	Нет роста	—	—
То же + смесь витаминов	16	98	16	94	20	70	18	67
То же + смесь витаминов без В ₁	16	98	16	94	20	70	18	67
То же + смесь витаминов без рибофлавина	Нет роста		—	—	—	Нет роста	—	—
То же + смесь витаминов без Са-пантотената	То же		—	—	—	То же	—	—
То же + смесь витаминов без никотиновой кислоты	»		—	—	—	»	—	—
То же + смесь витаминов без биотина	72	Нет роста	72	Нет роста	72	Нет роста	72	Нет роста

в результате которого нарушается нормальное течение молочнокислого брожения.

Таким образом, мы установили, что малочувствительные культуры, в отличие от чувствительных, не нуждаются в добавлении витаминов группы В к неполноценному весеннему молоку. Это позволило предположить, что малочувствительные культуры способны сами синтезировать некоторые витамины.

Однако, с другой стороны, мы должны были учесть, что молоко является чрезвычайно сложной и изменчивой средой. При развитии на такой среде у молочнокислых стрептококков, вероятно, в связи с изменением состава молока могут изменяться и потребности в том или ином витамине.

Чтобы попытаться ответить на вопрос о том, чем же обусловлена различная чувствительность культур *Str. lactis* к сезонным изменениям состава молока, нужно было определить содержание витаминов группы В в образцах полноценного летнего и неполноценного весеннего молока и выяснить, как потребляются эти витамины культурами обеих групп.

Определение биотина, никотиновой кислоты и пантотената велось микробиологическим методом, рибофлавина — флюорометрически.

Определение содержания рибофлавина показало, что и летнее и весеннее молоко богато рибофлавином. В 1 мл молока содержится от 0.3 до 1,1 γ этого витамина, т. е. количества, намного превышающие потреб-

Потребность в витаминах и синтез витаминов В у *Streptococcus lactis* 83

ность в нем у молочнокислых стрептококков. Тем не менее нам удалось установить разницу в потребности рибофлавина из молока разных сезонов года (табл. 2). Из неполноценного весеннего молока культуры *Str. lactis* потребляют больше рибофлавина, чем из летнего, причем чувствительные культуры потребляют его более интенсивно, чем малочувствительные.

Таблица 2
Потребление рибофлавина малочувствительными и чувствительными культурами *Str. lactis* из весеннего и летнего молока (γ/мл)

Молоко	Количество рибофлавина в стерильном молоке	Малочувствительные культуры		Чувствительные культуры	
		потреблено	осталось после роста культуры	потреблено	осталось после роста культуры
Апрельское . .	1,026				
Майское . . .	1,025	0,081	0,941	0,108	0,917
Июньское . . .	1,117				
Июльское . . .	0,584	0,042	0,942	0,047	0,937

Полученные результаты не согласуются с изложенными выше данными о том, что добавление рибофлавина к неполноценному весеннему молоку способствует повышению размножения и кислотообразования этих культур. Возможно, что частично это связано с тем, что раствор чистого рибофлавина, добавленный в молоко, более доступен микробу, чем рибофлавин, содержащийся в молоке. Дать исчерпывающее объяснение этому факту мы в настоящее время затрудняемся.

По содержанию биотина молоко разных сезонов года несколько отличается. Нами было показано, что образцы летнего молока содержат больше биотина, чем образцы весеннего молока. Из данных табл. 3 видно, что чувствительные культуры потребляют из неполноценного весеннего молока меньше биотина, чем из летнего. Они по каким-то причинам не в состоянии использовать для своей нормальной жизнедеятельности имеющийся в весеннем молоке биотин.

Таблица 3
Потребление биотина малочувствительными и чувствительными культурами *Str. lactis* из весеннего и летнего молока (в γ/100 мл)

Молоко	Количество биотина в стерильном молоке	Малочувствительные культуры		Чувствительные культуры	
		потреблено	осталось после роста культуры	потреблено	осталось после роста культуры
Апрельское . .	0,056				
	0,047	0,012	0,044	0,006	0,05
	0,056				
Июньское . . .	0,057	0,017	0,039	0,008	0,048
	0,11	0,048	0,049	0,047	0,05
		0,066	0,044	0,06	0,05

Малочувствительные культуры также потребляют из весеннего молока меньше биотина, чем из летнего, однако количество потребленного биотина как из весеннего, так и из летнего молока у них значительно выше, чем у чувствительных.

По содержанию пантотеновой кислоты исследованные нами образцы летнего и весеннего молока между собой не различались. Содержание

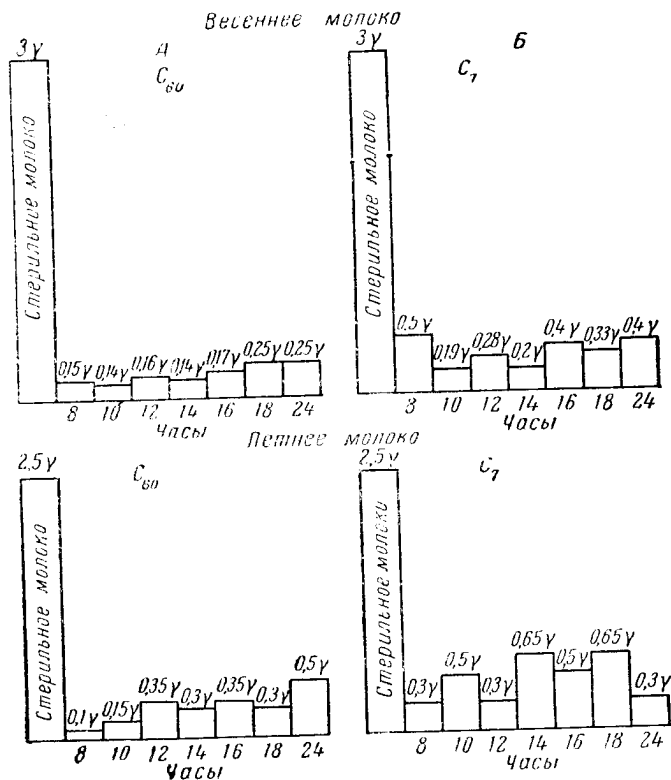


Рис. 1. Содержание пантотеновой кислоты в динамике развития культур *Str. lactis* в молоке (γ на 1 мл):
А — малочувствительная культура; Б — чувствительная.

этого витамина в молоке около 3 γ на 1 мл. Опыты по определению пантотеновой кислоты ставились в динамике развития культуры. Из рис. 1 видно, что существенных различий в обмене пантотеновой кислоты у обеих групп культур нет. В первые 8—10 час. развития культуры идет интенсивное потребление пантотеновой кислоты, затем — незначительный синтез, чередующийся с потреблением. Возможно, что у *Str. lactis* имеется слабая способность синтезировать пантотеновую кислоту.

Исследование образцов молока разных сезонов года показало, что пикотиновой кислоты в весеннем молоке содержится несколько меньше, чем в летнем. Потребление ее и способность к синтезу изучались также в динамике развития культуры в молоке. Нам удалось установить различие в отношении малочувствительных и чувствительных культур к пикотиновой кислоте (рис. 2). Оказалось, что и те и другие культуры в первые 8—10 час. интенсивно потребляют пикотиновую кислоту. В последующие часы развития малочувствительные культуры начинают ее синтезировать. Чувствительные же культуры не обладают способностью

синтезировать никотиновую кислоту, а имеющееся в молоке количество этого витамина, очевидно, для них недостаточно.

В литературе есть указания на способность молочнокислых стрептококков синтезировать рибофлавин, однако это некоторыми авторами оспаривается (Мелузова, 1956).

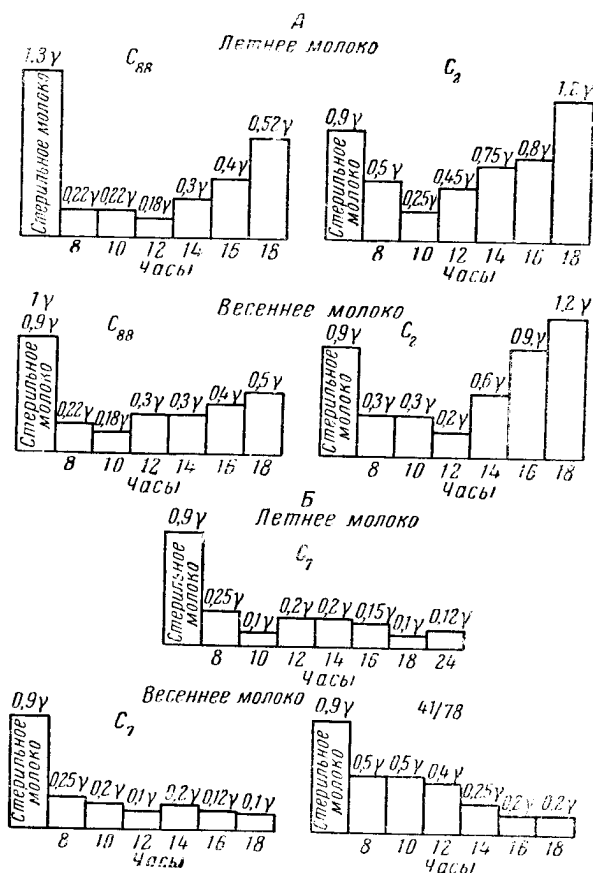


Рис. 2. Содержание никотиновой кислоты в динамике развития культур *Str. lactis* в молоке (в γ на 1 мл):

А — малочувствительные культуры; Б — чувствительные.

Данные же о синтезе молочнокислыми стрептококками других витаминов группы В, в частности никотиновой кислоты, отсутствуют. Считают, что молочнокислые стрептококки не обладают способностью синтезировать витамины группы В. Вероятно, авторам, изучавшим потребность в витаминах у молочнокислых стрептококков, не приходилось работать с культурами, малочувствительными к сезонным изменениям состава молока, аналогичными нашим культурам. Кроме того, мы не находим в литературе данных об изучении потребления и синтеза витаминов в динамике развития культуры.

Таким образом, данные по потреблению и способности к синтезу некоторых витаминов группы В культурами *Str. lactis* обеих групп, которыми мы располагаем в настоящее время, указывают на существенные различия между чувствительными и малочувствительными культурами.

Малочувствительные к сезонным изменениям молока культуры отличаются от чувствительных: менее интенсивным потреблением рибофлавина, более интенсивным потреблением биотина и способностью синтезировать никотиновую кислоту.

Необходимо также отметить, что, кроме этих особенностей, малочувствительные культуры обладают более высокой протеолитической активностью. Можно предполагать, что это свойство, позволяя легче и полнее использовать нужные им соединения азота, определяет до некоторой степени их отношение к тому или иному витамину.

Малочувствительные культуры были выделены нами из сметаны в весенний период. Можно предположить, что описанные выше свойства этих культур выработались у них в результате приспособления к изменяющимся условиям среды в разные сезоны года, что дает им возможность активно вести процесс молочнокислого брожения на молоке любого сезона года.

ВЫВОДЫ

1. Среди выделенных из сметаны и производственных культур *Str. lactis* установлено наличие двух групп культур, чувствительных к сезонным изменениям состава молока и малочувствительных.
2. Установлено, что для нормального роста и кислотообразования изучаемые культуры *Str. lactis* нуждаются в рибофлавине, в пантотеновой и никотиновой кислотах и в биотине.
3. Чувствительные культуры *Str. lactis* для нормального роста и кислотообразования на неполноценном весеннем молоке нуждаются в добавлении к нему смеси витаминов, состоящей из рибофлавина, никотиновой и пантотеновой кислот и биотина.
4. Малочувствительные культуры *Str. lactis* отличаются от чувствительных большей протеолитической активностью, способностью синтезировать никотиновую кислоту, менее интенсивным потреблением рибофлавина и более интенсивным — биотина.

ЛИТЕРАТУРА

- Гибшман М. Р. Изучение биохимических свойств молочнокислых стрептококков. Микробиология, 1938, т. VII, вып. 7, стр. 875.
- Гибшман М. Р. Изменчивость молочнокислых стрептококков. Микробиология, 1944, т. 13, вып. 5, стр. 238.
- Давыдов Р. Б., Гулько Л. Е. и Ермакова М. А. Основные витамины в молоке и молочных продуктах. Пищепромиздат, 1956.
- Инихов Г. С. Биохимия молока и молочных продуктов. Пищепромиздат, 1956.
- Королев С. А. Основы технической микробиологии молочного дела, 1932.
- Мелузова Л. А. Пути обогащения молочных продуктов витаминами с помощью микроорганизмов. Автореферат диссертации. 1956.
- Anderson A. W. a. Elliker P. H. The nutritional requirements of lactic streptococci isolated from starter cultures I. Growth in a synthetic medium. J. of Dairy Sci., 1953a, v. 36, N 2, p. 161.
- Anderson A. W. a. Elliker P. H. II. «A stimulatory factor required for rapid growth of some strains in reconstituted non fat milk solids». J. of Dairy Sci., 1953b, v. 36, N 6, p. 608.
- Collins E. D., Nelson E. R. a. Parmelee C. E. Acetate and oleate requirements of the lactic group of streptococci. J. of Bact., 1950, v. 59, N 1, p. 69.
- Hunter G. J. Growth requirement of lactic streptococci. Differences within the group. J. of Dairy research, 1949, v. 16, N 2, p. 152.
- Niven C. F. Nutrition of Streptococcus lactis. J. of Bact., 1944, v. 47, N 4, p. 343.
- Orla-Jensen S., Otte H. C., Agnette Snog-Kuear. Der Vitaminbedarf der Milchsäurebakterien, 1936, Zbl. für Bact., 1936, II Abt., Bd. 94, N 19/23, p. 434.

Г. А. Новикова, Э. А. Петрова,
В. И. Ушакова и Е. П. Феофилова

ОБРАЗОВАНИЕ ДИАЦЕТИЛА И АЦЕТОИНА МОЛОЧНОКИСЛЫМИ СТРЕПТОКОККАМИ

(Кафедра микробиологии МГУ)

Появление аромата молочнокислых продуктов связано с образованием диацетила молочнокислыми стрептококками. Это соединение, так же как и ацетон, продуцируется при определенных условиях некоторыми молочнокислыми стрептококками.

Химизм образования этих соединений не является окончательно выясненным. Наибольшим признанием пользуются исследования Хаммера и Бабеля (Hammer a. Babel, 1943), которые считают, что ароматообразующие бактерии осуществляют одновременно два процесса: 1) превращение глюкозы в молочную кислоту и 2) образование из лимонной кислоты четырехуглеродных соединений. Аналогичные взгляды высказывались и другими учеными (Van Beynum a. Pette, 1939; Virianen, 1937; Prill, 1939), считавшими лимонную кислоту источником образования диацетила и ацетона.

Кренн и Валик (Krenn a. Valik, 1952), а затем Пете (Pette, 1951) высказали предположение, что при сбраживании лимонной кислоты ароматообразующими бактериями образуется несколько промежуточных соединений и среди них — пировиноградная кислота.

Гибшман (1939) удалось установить на культуре *Streptococcus lactis*, что добавление к молоку 0,3% пировиноградной кислоты существенно влияет на выход четырехуглеродных соединений в сторону их резкого увеличения. К сожалению, средой для опытных брожений служило молоко, в котором наряду с лактозой содержалась лимонная кислота.

Для доказательства того, что пировиноградная кислота действительно служит одним из промежуточных соединений в процессе образования четырехуглеродных соединений, лимонная кислота в среде была заменена пировиноградной.

Объектом исследования служили культуры *Str. lactis* и *Str. diacetylacis* «Б», выделенные в НИМИ из производственной закваски. Культуры поддерживались на сбраже молока и пересевались через 7—10 дней. Опытные брожения проводились при 30° в конических колбах на 500 мл, куда помещалось около 350 мл среды. В культуральной жидкости количественно определялись диацетил и ацетон (методом Ван Нилля), глюкоза (микрометодом Бьерри), летучие кислоты (отгонкой с фосфорной кислотой), лимонная кислота (методом Кометиани и Стуруа), пировиноградная кислота (бисульфитным методом), молочная кислота (методом Фридемана) (Белозерский и Проскуряков, 1951). Прирост бактериаль-

ной массы определялся путем доведения до постоянного веса и взвешивания бактериального осадка, полученного центрифугированием культуральной жидкости при 8000—10 000 об/мин; pH определялся электрометрически. Количества вещества в таблицах представлены в миллимолях (mM) на 1 л.

Опыты снимались на 3—4-й день от начала брожения. Для работы использовалась среда (Богданов, 1957) следующего состава: пептона — 1%, глюкозы — 1%, калия лимоннокислого — 0,5%, гидролизата молока — 1%, K_2HPO_4 и KH_2PO_4 — 0,05%.

Предварительные опыты показали, что обе исследуемые культуры хорошо развиваются на этой среде, но резко отличаются одна от другой своим отношением к лимонной кислоте (табл. 1) в соответствии с данными Пименовой (1958).

Таблица 1

Развитие *Strept. diacetilactis* и *Strept. lactis* на среде с глюкозой и лимонной кислотой

Микроорганизмы	pH		Потреблено,		Сформировалось, mM/л			
	начальное	конечное	лимонной кислоты	глюкозы	молочной кислоты	летучих кислот	ацетонна	диацетила
<i>Str. diacetilactis</i>	5,4	4,45	12,5	22,3	34	22,7	3,2	1,59
<i>Str. lactis</i> . .	5,2	4,32	—	18,5	22,8	12,5	0,421	—

Из данных табл. 1 видно, что на среде Богданова *Str. diacetilactis* сбраживает лимонную кислоту и образует значительные количества диацетила и ацетонна. *Str. lactis* не потребляет лимонной кислоты и из четырехуглеродных соединений образует только ацетонин.

Если удалить из среды Богданова лимонную кислоту, то оказывается, что брожение *Str. lactis* почти не изменяется, зато ферментативная деятельность *Str. diacetilactis* резко меняется — культура перестает образовывать четырехуглеродные соединения, и единственным продуктом брожения (кроме летучих кислот, которых образуется очень незначительное количество) становится молочная кислота (табл. 2).

Таблица 2

Развитие *Str. diacetilactis* и *Str. lactis* на среде с глюкозой

Микроорганизмы	pH		Потреблено глюкозы, mM/л	Образовалось, mM/л			
	начальное	конечное		молочной кислоты	летучих кислот	ацетонна	диацетила
<i>Str. diacetilactis</i> .	5,5	—	—	12	2,4	Следы	
<i>Str. lactis</i>	5,24	3,68	11,5	14,5	8,19	0,511	—

Интересно отметить, что хотя культура *Str. lactis* не потребляет лимонной кислоты, присутствие ее в среде ведет к повышенному потреблению глюкозы и увеличению выхода молочной кислоты, которой на среде с одной глюкозой образуется почти вдвое меньше.

Следовательно, как показали предварительные опыты, культура *Str. diacetilactis* образует значительные количества диацетила и ацетонна в присутствии лимонной кислоты в среде.

Str. lactis не сбраживает лимонной кислоты и из четырехуглеродных соединений образует только ацетон, который, по-видимому, получается из глюкозы.

Если лимонную кислоту в среде заменить пировиноградной, то и в этом случае обе исследуемые культуры обнаруживают хорошее развитие. Однако в присутствии пировиноградной кислоты ход брожения у *Str. lactis* существенно изменяется. Как указывалось выше, эта культура образует только ацетон и не дает диацетила; если же в среде есть пировиноградная кислота, то выход диацетила достигает значительных величин.

Таким образом, культура, ранее не образывавшая диацетила в присутствии пировиноградной кислоты, становится хорошим ароматообразователем.

В дальнейшем было проведено изучение влияния различных количеств пировиноградной кислоты в среде на образование четырехуглеродных соединений обоими видами стрептококков.

Данные для культуры *Str. diacetylactis* представлены в табл. 3.

Таблица 3

Развитие *Str. diacetylactis* на среде с различными количествами пировиноградной кислот

Количество пировино- градной кислоты, %	pH		Потреблено глюкозы, г/Мл	Образовалось, г/Мл			
	начальное	конечное		молочной кислоты	летучих кислот	ацетона	диацетила
0,02	5,4	4,2	11,1	17,0	7,2	Следы	
0,10	5,4	4,5	16,1	28,2	22,4	0,56	0,30
0,25	5,4	4,5	18,4	29,0	7,4	2,10	1,14
0,35	5,4	4,8	22,2	38,0	10,0	3,10	1,50
0,50	5,6	5,0	25,0	41,0	27,4	2,20	1,05
0,70	5,7	5,3	—	59,0	—	1,80	0,99

Из данных табл. 3 видно, что наибольший выход четырехуглеродных соединений получается при содержании в среде 0,2—0,3% пировиноградной кислоты (согласно с данными Гибшман, 1939). При дальнейшем увеличении содержания пировиноградной кислоты количество диацетила и ацетона уменьшается. Интересно отметить, что с увеличением количества пировиноградной кислоты в среде растет потребление глюкозы и образуется большое количество молочной кислоты, т. е. культура становится более энергичным кислотообразователем. Так, если максимум образования диацетила и ацетона находится при 0,35% пировиноградной кислоты, то наибольшее количество молочной кислоты образуется при содержании 0,7% пировиноградной кислоты в среде.

Аналогичные данные были получены для *Str. lactis* (табл. 4).

Как видно из данных табл. 4, максимальное количество диацетила образуется в этой культуре при содержании 0,1—0,3% пировиноградной кислоты в среде. Интересно отметить тот факт, что в культуре *Str. lactis* выход ацетона растет с увеличением процента пировиноградной кислоты, и наибольшее количество ацетона (8,227 г/Мл) установлено при 0,6% пировиноградной кислоты в среде. На среде с добавлением пировиноградной кислоты к глюкозе брожение идет не хуже, чем при добавлении лимонной кислоты. Количество диацетила и ацетона и их соотношения на обеих кислотах одинаковы.

Таблица 4

Развитие *Str. lactis* на среде с различными количествами пировиноградной кислоты

Количество пировиноградной кислоты, ‰	рН		Потреблено глюкозы, мМ/л	Образовалось, мМ/л			
	начальное	конечное		молочной кислоты	летучих кислот	ацетонна	диацетила
0,1	5,2	4,4	13,2	15,77	10,56	1,264	1,257
0,2	5,0	4,5	16,2	29,60	13,28	3,187	1,193
0,3	5,2	4,1	17,4	34,40	15,02	5,128	1,464
0,4	5,5	4,4	23,4	43,20	12,50	5,985	0,635
0,6	5,2	4,6	32,7	51,60	12,73	8,227	0,391

В процессе работы установлено, что начальный рН среды имеет очень большое значение для развития *Str. diacetylactis* и образования четырехуглеродистых соединений. Поэтому были поставлены опыты на среде с пировиноградной кислотой и глюкозой с различным начальным рН: 7,2; 6,1; 5,4; 4,3. Результаты опытов представлены в табл. 5.

Таблица 5

Влияние рН на развитие *Str. diacetylactis* на среде с глюкозой и пировиноградной кислотой

рН		Потреблено глюкозы, мМ/л	Образовалось мМ/л				Бактериальная масса, г/л	Количество диацетила, мМ/л на 1 г бактерий
начальное	конечное		молочной кислоты	летучих кислот	ацетонна	диацетила		
7,2	5,0	47	69,5	12,4	1,86	1,20	0,605	1,98
6,1	4,6	36	50,0	15,0	2,10	1,06	0,302	3,52
5,4	4,8	23	38,5	2,0	3,20	1,48	0,225	6,57
4,3	4,0	15	8,1	5,0	1,80	1,60	0,052	30,7

Данные табл. 5 показывают, что при более щелочных рН происходит наиболее интенсивный прирост бактерий, сбрасывается значительное количество глюкозы, образуется много молочной и летучих кислот в среде. При более кислых начальных рН (5,4) развитие бактерий затруднено, и прирост биомассы значительно уменьшается; параллельно идет уменьшение количества сброженной глюкозы, меньше образуется молочной и летучих кислот. Что касается нейтральных продуктов, то по мере подкисления среды количество их возрастает, достигая максимума при рН=5,4.

Очень интересное явление наблюдается при рН=4,3. При минимальном развитии бактерий отмечен весьма значительный выход диацетила и ацетонна. Еще более наглядная картина получается, если количество образующегося диацетила пересчитать на 1 г бактериальной биомассы. Тогда видно, что при рН=4,3 на 1 г бактерий приходится 30,7 мМ/л диацетила, т. е. почти в 15,6 раза больше, чем при рН=7,2.

Возможно, что это явление можно объяснить как биологическое приспособление бактерий против увеличения кислотности среды, которая мешает их нормальному развитию. В связи с этим интересно отметить, что приведенный опыт позволяет, отчасти, разобраться в вопросе биологического смысла образования четырехуглеродных соединений у бактерий.

Из литературы известны случаи, когда образование и накопление в среде тех или иных веществ необходимо для создания благоприятных условий для развития данного вида и для борьбы с конкурентами за

овладение субстратом. Факты такого рода мы находим, например, в случае ацетоноэтилового и ацетонобутилового брожения и при образовании кислот грибами.

В свете этих данных можно представить себе образование четырехуглеродных соединений как средство для создания реакции среды, благоприятной для роста и развития бактерий. В пользу этого предположения говорит и то, что диацетил и ацетон образуются в основном при более кислой реакции среды, т. е. в условиях, не благоприятных для развития бактерий (оптимальное pH для роста *Str. diacetylactis*, как показали опыты, лежит между 6 и 7).

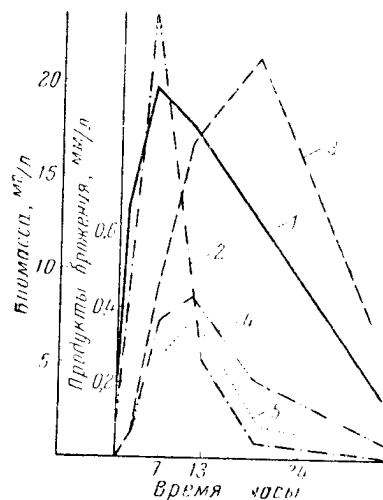
Шапошников и его сотрудники, изучая различные бродильные процессы в динамике, ясно показали, что большая часть брожений идет в две фазы: в первую фазу происходит интенсивное размножение бактерий. В это время идут восстановительные процессы, связанные с синтезом веществ плазмы при размножении. Параллельно с этим в больших масштабах проходят окислительные процессы. При этом образуются наиболее окисленные вещества для данного брожения. Особенно ясно это было показано на примере ацетонобутилового брожения, где в первую фазу, параллельно с интенсивным размножением бактерий, наблюдается образование летучих кислот. После подкисления pH среды до 4,5 размножение бактерий замедляется, и наступает вторая фаза брожения — потребление образованных кислот и получение нейтральных продуктов.

Нами была изучена динамика брожения *Str. diacetylactis* на среде с лимонной и пировиноградной кислотами. Мы хотели выяснить, существует ли в этом брожении двухфазность (табл. 6).

Из данных табл. 6 следует, что наиболее интенсивное потребление глюкозы и лимонной кислоты идет в первые часы брожения. В это же время биомасса достигает своего максимума. Одновременно образуется основная масса летучих кислот. Образование нейтральных продуктов и молочной кислоты в первые часы брожения идет гораздо медленнее (максимум достигается в более поздние часы).

Это особенно ясно видно из рисунка, на котором представлены скорости образования продуктов брожения и прироста бактерий. Максимальная скорость образования летучих кислот и прирост биомассы приходится примерно на 7 час. от начала брожения. Максимальная скорость образования молочной кислоты и нейтральных продуктов приходится на более поздние часы брожения, когда скорость размножения бактерий сильно падает. В это время происходит и падение pH.

Таким образом, и здесь можно выделить две фазы брожения: интенсивное размножение бактерий и образование летучих кислот; образование молочной кислоты и нейтральных продуктов.



Скорость образования продуктов брожения и прирост бактерий:
1 — летучие кислоты; 2 — биомасса;
3 — молочная кислота; 4 — ацетон;
5 — диацетил.

Таблица 6

Динамика брожения *Str. diacetylactis* на среде с лимонной и пировиноградной кислотами

Время от начала опыта, часы	Потреблено, mM/л		Образовалось, mM/л				Бактериальная масса, г/л
	глюкозы	лимонной кислоты	молочной кислоты	летучих кислот	ацетонна	диацетила	
3	1,96	0,62	0,2	2,0	Следы		0,028
7	6,47	2,97	2,1	6,0	1,49	1,00	0,123
13	8,70	7,48	7,5	11,5	4,15	3,32	0,156
24	11,72	17,23	20,0	19,8	6,48	4,47	0,166
48	17,20	22,11	26,1	23,5	7,20	4,87	0,169
72	19,20	22,80	29,5	27,5	8,24	4,68	0,174
120	22,80	27,08	37,4	30,3	9,76	6,16	0,160
144	22,48	29,07*	37,5	31,5	10,35	7,05	0,142

* К 144-му часу из среды была потреблена вся лимонная кислота.

Аналогичные данные были получены и на среде с пировиноградной кислотой. Только время наступления второй фазы в этом случае было более поздним.

ВЫВОДЫ

1. Полученные данные делают весьма вероятным предположение, что пировиноградная кислота служит промежуточным продуктом при образовании диацетила и ацетона.

2. Установлена оптимальная дозировка пировиноградной кислоты в средах с глюкозой для образования диацетила.

3. Оптимальное pH среды для развития микроорганизмов около 7,2; для образования нейтральных продуктов нужен более кислый pH — около 5,4.

4. Брожение *Str. diacetylactis* на среде с лимонной и пировиноградной кислотами идет в две фазы.

В заключение приносим глубокую благодарность академику В. Н. Шапошникову за руководство работой.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов В. М. Микробиология молока и молочных продуктов. Пищепромиздат, 1957.
- Гибшман М. Р. Влияние химических веществ на образование летучих кислот. Микробиология, 1939, т. VIII, вып. 3—4, стр. 434.
- Пименова М. Н. Некоторые замечания к систематике молочнокислых стрептококков. Микробиология, 1958, т. XXVII, вып. 2.
- Крепп J. a. Valic D. Изучение путей образования ароматических веществ в масле. Цит. по материалам XII Международного конгресса работников молочного дела, 1952, т. 2.
- Наштер В. а. Babel F. Bacteriology of butter culturus. J. of. Dairy Science, 1943, v. XXVI, N 2.
- Pette I. Некоторые стороны вопроса об аромате масла. Материалы XII Международного конгресса работников молочного дела, 1951, т. 1.
- Prill E. Diacetyl and other α -dicarbonyl component, with special reference to the flavor of butter. Ames (Iowa), 1939.
- Van Beynum a. Pette I. The decomposition of citric acid by *Betacoccus cremoris*. J. of Dairy Res., 1939, v. 10, p. 250.
- Virtanen A. The Influence of oxiden of the formation of butter aroma. Proc. II the World's Dairy Congr. Berlin, 1937, v. 2, p. 121.

В. В. Липшиц и Н. Д. Колчинская

**ОБМЕН АЗОТА У НОВОЙ РАЗНОВИДНОСТИ
CLOSTRIDIUM BUTYRICUM PRAZMOWSKY,
ПРОДУЦИРУЮЩЕЙ БУТИЛОВЫЙ СПИРТ**

(Институт микробиологии Академии наук УССР)

Изучая биологические особенности впервые выделенных нами бутиловых бактерий (разновидности *Cl. butyricum* Prazmowsky), мы установили, что при их росте на картофельных средах происходит энергичное брожение с образованием бутилового спирта (9,5—11 г/л бражки). На ржаной среде энергия размножения понижена, и растворители если и образуются, то в небольших количествах.

Учитывая высокую амилотическую активность бутиловых бактерий и отсутствие у них протеолитических свойств, можно предположить, что неблагоприятные условия для брожения на ржаной среде обусловлены недостатком не углеводов, а каких-то источников азотистого питания (Френкель и др., 1956).

Известно, что в картофельной среде, кроме белков, содержится много растворимых азотистых соединений, в то время как в зерновых средах азот содержится главным образом в форме белков (Прокошев, 1947; Иерусалимский, 1949).

Опыты проводились на 20%-ных картофельных средах с 0,5% мела; на 8%-ных ржаных средах, а также на ржаных средах, в которые добавляли 3 мл гидролизата картофеля и 2 мл гидролизата люпина на 100 мл среды.

Анализируя картофельные и ржаные среды, которые были применены в наших исследованиях, мы установили, что они отличаются между собой количеством разных форм азота. Так, по данным наших исследований в картофельной среде содержится аминокислот 16—20 мг%, полипептидов — 10—14 мг%, неорганических солей — 7—9 мг%; в ржаной среде аминокислот — 6—8 мг%; полипептидов — 0,1—0,3 мг% и неорганического азота — 4,5—6 мг%.

Полученные данные позволяют предположить, что неблагоприятные условия для роста и брожения бутиловых бактерий на ржаной среде обусловлены недостаточным количеством в ней растворимых соединений азота.

Чтобы проверить это положение, мы изучали обмен азота у бутиловых бактерий при росте их на картофельной и ржаной средах, а также на ржаной среде, к которой добавлялись некоторые источники азота.

Исследования проводились в динамике роста культуры во время наиболее интенсивного размножения, в период полного исчезновения крахмала и к концу брожения.

Количество аминокислот и полипептидов в среде и в культуральной жидкости определялось методом спиртового титрования, по Вильштеттеру и Вальдшмидт-Лейтцу, в водно-спиртовых 50 и 80°-ных растворах (Иванов, 1946). Неорганический азот определялся диффузионным способом по количеству выделившегося аммиака (Белозерский и Проскуряков, 1951).

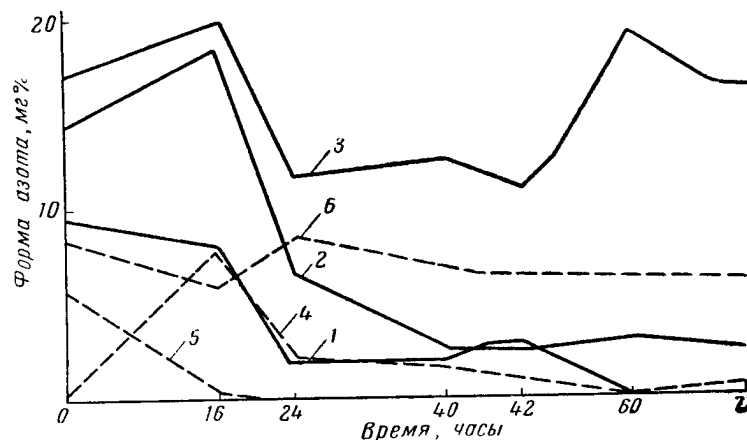


Рис. 1. Динамика изменения разных форм азота в процессе роста на разных средах штамма № 155:

1 и 4 — неорганический азот; 2 и 5 — полипептиды; 3 и 6 — аминокислоты.
Сплошная линия — картофельная среда; пунктирная — ржаная среда

На рис. 1 представлена динамика изменения различных форм азота в процессе роста на разных средах у штамма 155.

В табл. 1 показаны изменения количества азота аминокислот, полипептидов и неорганических солей среды при росте всех штаммов на картофельной и ржаной средах.

Как видно из данных, приведенных в табл. 1, большинство штаммов бутильных бактерий при росте на картофельной среде потребляет из нее больше аминокислот, чем из ржаной среды. Однако на картофельной среде общее количество аминокислот за все время наблюдений (70 час.) мало меняется по сравнению с исходной (стерильной) средой, так как в процессе роста бактерий происходит и накопление некоторого количества аминокислот. Количество же потребленных полипептидов в процессе роста на обеих средах существенно не отличалось. Следует отметить, что хотя количество полипептидов в стерильной ржаной среде значительно меньше, чем в картофельной, в процессе роста на этой среде (к 16 час.) сами бактерии выделяют их, а в последующие часы роста энергично потребляют.

Неорганический азот из ржаной среды потребляется почти весь, однако это количество было значительно меньше количества азота, потребленного из картофельной среды.

Таким образом, при росте бутильных бактерий на ржаной среде потреблялись значительно меньшие количества растворимого азота. Для выяснения, какие же именно аминокислоты и амиды потребляют из питательной среды бутильные бактерии, были проведены исследования качественного состава аминокислот картофельной и ржаной сред до и после роста бактерий в течение 24 час., а также изменения в количест-

Таблица 1

Изменения количества аминокислот, пептидов и неорганических соединений азота на картофельной и ржаной средах во время роста бутиловых бактерий (в мг%)

№ штам- ма	Азот	Картофельная среда								Ржаная среда							
		Время роста, часы															
		0	16	24	40	48	60	72	0	16	24	40	48	60	72		
65	Амино- кислот	16	16	15	14,6	17,5	22,0	18,0	8,4	8,0	8,3	6,9	7,6	7,0	5,0		
82		19,6	13	13	13,2	14,5	22,0	17,5	8,4	6,75	8,15	6,15	8,1	6,8	6,2		
94		17,3	12,6	31,2	17,5	19,0	7,0	3,7	8,4	8,6	8,5	7,8	5,4	7,0	5,8		
155		16,0	19,5	11,5	12,5	11,0	19,0	15,5	8,4	6,0	8,6	8,4	6,4	6,4	6,2		
65	Полипеп- тидов	14,2	11,5	16,5	8,7	4,0	11,0	5,0	0,1	9,0	3,35	5,15	2,3	0,9	0,4		
82		12,4	11,3	7,0	7,0	5,5	10,3	8,2	0,1	9,2	6,9	4,3	2,6	0,6	0,12		
94		10,6	14,3	13,5	7,5	5,0	8,9	7,0	0,1	7,3	3,8	3,7	4,1	0,3	0,98		
155		14,2	17,5	6,5	2,5	2,3	3,0	2,1	0,1	7,7	2,2	1,9	2,0	0	0		
65	Неорганический	9,5	7,3	7,9	9,1	5,2	8,7	7,2	5,8	2,4	2,3	0,3	0,2	0	0,3		
82		9,5	7,0	7,2	10,0	10,0	7,1	10,0	5,8	3,2	0,7	0,6	0	0,6	0,6		
94		7,0	7,2	6,95	6,1	4,25	8,4	4,0	5,8	0	0,5	0	0	0	0		
155		9,5	8,0	2,0	2,0	2,8	0	0	5,8	0,44	0	0	0,5	0	0		

ве азота аспарагина и глутаминна в процессе роста на этих средах. Количество азота аспарагина и глутаминна определялось методом Кретовича и Евстигнеевой (см. Белозерский и Проскуряков, 1951).

Для изучения качественного состава аминокислот был применен метод радиальной хроматографии на бумаге (Krishnamurthy, Swaminathan, 1954; Rao, Vadhawani, 1955). Данные этих исследований представлены в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что стерильная картофельная среда содержит больше аспарагина, чем ржаная. Методом Кретовича и Евстигнеевой ни в картофельной, ни в ржаной среде глутаминна найдено не было. Глутамин удалось обнаружить только методом хроматографии на бумаге.

Картофельная среда (табл. 2) содержит значительные количества 15 аминокислот и двух амидов (аспарагина и глутаминна). В ржаной среде мы нашли только шесть аминокислот (глутаминовую, аспарагиновую, гликоколл, цистеин, серин, аргинин). Количество этих аминокислот в ржаной среде также меньше, чем в картофельной. Не удалось обнаружить глутаминна, триптофана, фенилаланина, цистина, лейцина, α -аланина, тирозина, гистидина, валина и лизина.

В картофельной среде после роста на ней шт. 65 и 82 (см. табл. 2) не были обнаружены многие аминокислоты (глутаминовая, аспарагиновая, триптофан, лейцин, лизин, гликоколл, цистин, валин, аргинин, гистидин). Те же аминокислоты (серин, цистеин, α -аланин, тирозин, глутаминовая кислота, фенилаланин и гистидин), которые были найдены и после роста бактерий, оказались в значительно меньших количествах, чем в стерильной среде.

В ржаной среде после роста на ней шт. 65 не было глутаминовой кислоты, цистеина, аспарагина, но несколько увеличилось количество аспарагиновой кислоты. После роста шт. 82 не обнаружен только цистеин, но возросло количество глутаминовой кислоты.

Таблица 2

Данные о влиянии некоторых витаминов, амидов и аминокислот на жизнедеятельность бугиловых бактерий будут приведены в отдельном сообщении.

В. В. Литиш и Н. Д. Коянская

Рядом авторов (Tatum, Peterson a. Fred, 1934; McDaniel, Woolley a. Peterson, 1939) показано, что рост и брожение некоторых маслянокислых бактерий на зерновых средах можно усилить, добавляя к ним вытяжки или экстракты из картофеля, люцерны, гороха и др. Эти вытяжки ускоряли брожение и повышали выход главным образом бутилового спирта.

Татум с сотрудниками (Tatum, Peterson a. Fred, 1935) установили, что стимулирующим фактором в картофеле, люцерне, батате и в других растениях служит 1-аспарагин.

На основании литературных данных, а также наших собственных исследований, в качестве источников легкоусвояемых форм азота были применены гидролизаты картофеля и люпина.

Мы не считали, что путем одного увеличения количества источников азота можно уподобить ржаную среду картофельной. Но, обогащая неблагоприятную среду (ржаную) более доступными для бутиловых бактерий источниками азота, мы надеялись создать условия, благоприятные для их жизнедеятельности.

Кислотные гидролизаты картофеля или люпина были приготовлены гидролизом 250 г материала в 25%-ной серной кислоте в течение 24 час. с последующими нейтрализацией и упариванием.

Данные о составе различных форм азота в средах с добавлением растительных гидролизатов представлены в табл. 3.

Таблица 3

Количество разных форм азота на картофельной и ржаной средах после добавления растительных гидролизатов (в мг %)

Среда	Азот		
	аминокислот	полипептидов	неорганических солей
Картофельная	19,6	11,8	9,2
Ржаная	8,4	0,1	5,8
То же с гидролизатом картофеля	13,4	5,4	7,6
То же с гидролизатом люпина	15,5	21,2	6,4

Как видно из данных табл. 3, при добавлении к ржаной среде гидролизатов содержание аминокислот, полипептидов и неорганических солей азота значительно повысилось.

Изучение обмена азота у бутиловых бактерий при росте на средах с гидролизатами, как и в предыдущих исследованиях, проводилось в динамике роста в те же часы.

Результаты исследований представлены на рис. 2 и в табл. 4 и 5.

На ржаной среде с добавлением гидролизата картофеля активировались процессы жизнедеятельности у трех штаммов бутиловых бактерий (шт. 65, 82, 155), что нашло свое отражение в увеличении числа выросших клеток, количества использованных углеводов и в образовании бутилового спирта (до 5—6 г/л бражки). Исключение составлял шт. 94, у которого при росте на такой среде происходило более энергичное размножение, но не наблюдалось образования бутилового спирта.

На среде с гидролизатом картофеля в процессе роста всех штаммов отмечается потребление аминокислот и значительного количества

полипептидов (табл. 5), но процесс этот происходит менее интенсивно, чем на картофельной среде. Неорганический азот из среды потребляется

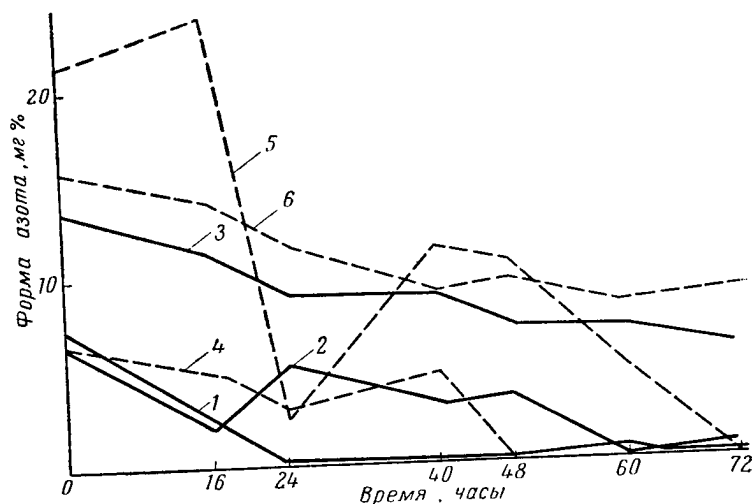


Рис. 2. Динамика изменения разных форм азота в процессе роста штамма № 155 на ржаной среде с гидролизатом люпина или картофеля. Сплошная линия — ржаная среда с гидролизатом картофеля; пунктирная — то же с гидролизатом люпина. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

полностью, но у разных штаммов с неодинаковой интенсивностью. Так, например, шт. 155 потребляет весь неорганический азот к 24 час. роста, в то время как шт. 94 — к 40 час.

Таблица 4

Количество клеток и образующихся растворителей при росте бутильных бактерий на ржаной среде с добавлением гидролизатов картофеля и люпина

№ штам- ма	Ржаная среда с гидролизатом картофеля							Количество сахара	
	Количество						Сумма раствори- телей, г/л	несбро- женного в среде	исполь- зованного
	клеток, млн/мл среды	газа, г/л среды	кислот в мл 1/10 N NaOH	растворителей, г/л бражки					
				ацетон	бутиловый спирт	этиловый спирт			
								г %	
65	510	8,0	2,8	0,5	5,7	0	6,2	2,0	2,6
82	591	7,0	2,5	0,5	5,3	0	6,3	1,6	3,0
94	700	6,0	2,7	0	0	0	0	2,0	2,6
155	872	15	3,0	0,6	6,0	0	6,6	1,6	3,0
Ржаная среда с гидролизатом люпина									
65	780	8,0	3,0	0,5	6,0	0	6,5	1,6	3,0
82	820	7,0	2,5	0,6	5,0	0	5,6	1,4	3,2
94	700	7,0	3,8	0,4	Следы	0	0,4	2,4	2,2
155	970	8,0	2,5	0,8	8,0	0	8,8	0,8	3,8

Таблица 5

Изменения количеств аминокислот, полипептидов и неорганических солей азота при росте бутиловых бактерий на ржаной среде с добавлением гидролизатов картофеля и люпина (в мг %)

№ штаммов	Азот	Ржаная среда с гидролизатом картофеля								Ржаная среда с гидролизатом люпина							
		Время роста, часы															
		0	16	24	40	48	60	72	0	16	24	40	48	60	72		
65	Амино-кислот	13,4	9,4	8,6	8,8	8,7	9,05	7,4	15,5	14,4	12,0	9,6	10,0	10,4	10,0		
82		13,4	9,6	8,9	7,7	5,9	7,6	9,5	15,5	11,9	10,5	8,7	8,4	10,5	8,1		
94		13,4	7,6	9,9	7,2	7,6	7,3	6,4	15,5	12,7	12,0	9,4	9,2	11,0	8,1		
155		13,4	11,2	9,2	8,8	7,3	7,0	6,2	15,5	14,2	11,6	9,4	10,5	8,1	9,2		
65	Пептидов	5,4	17,2	13,8	10,9	9,9	9,0	4,6	21,2	32,8	22,0	21,5	18,4	20,0	13,0		
82		5,4	11,0	14,0	6,7	6,7	0	5,3	21,2	17,6	27,0	24,4	13,6	13,0	2,0		
94		5,4	7,7	2,9	14,1	2,75	2,9	0,3	21,2	17,5	8,4	20,6	17,5	19,0	19,9		
155		5,4	2,1	5,3	3,1	3,4	0	0,2	21,2	23,1	2,2	11,4	10,4	5,0	9		
65	Неорганический	7,6	6,3	5,3	3,5	4,3	3,4	4,8	6,4	8,4	6,8	7,6	7,4	7,9	0		
82		7,6	3,2	6,6	3,7	3,5	0	6,8	6,4	5,4	4,7	7,25	8,8	0	0,1		
94		7,6	4,2	0,49	0,4	0	1,3	0	6,4	6,0	6,35	5,7	6,2	3,6	0		
155		7,6	2,1	0	0,3	0	0,6	0,3	6,4	5,1	3,1	4,8	0,15	0	0		

На ржаной среде с гидролизатом люпина также активизируется энергия размножения бутиловых бактерий. Число выросших клеток обычно значительно больше, чем на картофельной среде.

В процессе роста бактерий из среды используется до 70% имевшихся в ней углеводов (табл. 4). Исследуемые штаммы бутиловых бактерий на этой среде образовывали бутиловый спирт и незначительное количество ацетона.

Так же как на среде с гидролизатом картофеля, на этой среде происходит потребление некоторого количества аминокислот и значительно больших количеств полипептидов.

Следует отметить, что на средах с добавлением гидролизатов люпина или картофеля, так же как и на ржаной среде (без гидролизата), в процессе роста бактерий (к 16—24 час.) наблюдалось увеличение количества полипептидов с последующим их потреблением. Весь неорганический азот из среды постепенно потребляется всеми штаммами.

Таким образом, добавление к ржаной среде кислотных гидролизатов картофеля или люпина, богатых легко усвояемыми формами азота, благоприятствует жизнедеятельности бутиловых бактерий, стимулируя образование бутилового спирта.

Однако количество образующегося бутилового спирта на ржаной среде с гидролизатами значительно меньше, чем на картофельной среде.

Следует отметить, что гидролизаты картофеля или люпина оказывали активирующее действие на все штаммы не в одинаковой степени, что, очевидно, связано с индивидуальными особенностями каждого штамма.

Сопоставляя полученные данные по обмену азота у бутиловых бактерий на разных средах, мы установили, что в процессе роста происходит интенсивное потребление главным образом неорганического азота.

При добавлении к ржаной среде неорганических солей азота (фосфорно-кислого и углекислого аммония) метаболизм азота в процессе роста всех штаммов существенно не отличался от метаболизма азота на ржаной (контрольной) среде. Наблюдалось только более активное потребление неорганического азота. Однако добавление этих солей активировало энергию размножения и образование бутилового спирта всеми штаммами бутиловых бактерий.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Было проведено изучение обмена азота у бутиловых бактерий (новой разновидности *Cl. butyricum* Prazmowsky) в процессе их роста на картофельной и ржаной средах.

В результате всех проведенных исследований были выяснены потребности нескольких штаммов бутиловых бактерий в различных соединениях азота для роста и образования растворителей. Картофельная среда, благоприятная для роста бутиловых бактерий и для образования ими растворителей (бутилового спирта), является наиболее полноценной по количеству и составу различных форм азота. Из этой среды бактерии потребляют большие количества неорганических солей азота, полипептидов, аспарагина и различных аминокислот. Ржаная среда содержит меньшие количества всех растворимых форм азота.

При добавлении к ржаной среде растительных гидролизатов, содержащих большие количества растворимых форм азота, наблюдалось улучшение азотного питания бутиловых бактерий, выразившееся в повышении количества потребленных аминокислот, полипептидов и неорганического азота, что обусловило более энергичное размножение, брожение и образование растворителей на этих средах. Однако на ржаной среде с дополнительными источниками азота не удавалось получить таких количеств бутилового спирта, которые образуются на картофельной среде.

Применив метод хроматографии на бумаге аминокислот и амидов, мы установили, что ржаная среда отличается от картофельной не только по количеству различных форм азота, но и по качественному их составу. В ней найдены небольшие количества только шести аминокислот (глутаминовой, аспарагиновой, гликоколлы, серина, гистидина, аргинина). Из четырех аминокислот, существенно важных для образования бутилового спирта, — аспарагиновой, глутаминовой, лизина и валина — нам удалось обнаружить только небольшие количества глутаминовой и аспарагиновой кислот.

Как известно, Татум (Tatum, 1935) считает 1-аспарагин «бутиловым» фактором. В опытах Липшиц на синтетической среде при добавлении аспарагина или глутамина, хотя и наблюдалось ускорение роста культуры и образование ацетона, однако образования бутилового спирта не происходило.

Эти данные подтверждаются и тем, что ржаная среда, содержащая значительные количества аспарагина, неблагоприятна для образования бутилового спирта.

Таким образом, на основании наших исследований нельзя считать 1-аспарагин «бутиловым» фактором для изученных штаммов бутиловых бактерий.

В результате всех проведенных исследований установлено, что новая разновидность *Cl. butyricum* Prazmowsky — бутиловые бактерии — в процессе роста на питательных средах потребляют значительные количества аминокислот, полипептидов, амидов и неорганический азот.

Для роста и размножения бутиловые бактерии нуждаются в значительно меньшем наборе различных форм азота. Для образования же бутилового спирта они нуждаются в большем количестве разных аминокислот, которые в ржаной среде или отсутствуют или находятся в недостаточных количествах.

ВЫВОДЫ

1. Изучен обмен азота у четырех штаммов бутиловых бактерий (новой разновидности *Cl. butyricum* Prazmowsky) в динамике роста на разных средах.
2. Картофельная среда, содержащая значительные количества разных аминокислот, полипептидов и неорганических солей азота, является наиболее благоприятной для жизнедеятельности бутиловых бактерий и образования ими растворителей. При росте на этой среде происходит энергичное потребление всех содержащихся в ней растворимых форм азота.
3. Ржаная среда содержит значительно меньшие количества растворимых форм азота и меньший набор разных аминокислот. В процессе роста бутиловых бактерий на этой среде происходит незначительное потребление аминокислот и полипептидов. Неорганический азот среды потребляется почти весь, однако это количество значительно меньше неорганического азота, потребленного из картофельной среды.
4. При добавлении к ржаной среде растительных гидролизатов, содержащих большие количества растворимых форм азота, наблюдалось улучшение азотного питания бутиловых бактерий, выразившееся в повышении количества потребленных аминокислот, полипептидов и неорганического азота. Это и обусловило более энергичное размножение, брожение и образование растворителей на этих средах.
5. При сопоставлении обмена азота у бутиловых бактерий на картофельной и ржаной средах были выяснены их потребности в разных соединениях азота для роста, размножения и образования растворителей.

ЛИТЕРАТУРА

- Белозерский А. Н. и Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., 1951.
- Иванов Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений. Сельхозгиз, 1946.
- Иерусалимский Н. Д. Азотное и витаминное питание микробов. Изд-во АН СССР, 1949.
- Прокошев С. М. Биохимия картофеля. Изд. АН СССР, 1947.
- Френкель Г. М., Липшиц В. Ч., Карпенко М. К. и Колчинская И. Д. Свойства некоторых анаэробных бактерий из рода *Clostridium* Prazmowsky. Микробиология, 1956, т. XXV, вып. 4, стр. 429.
- Krishnamurthy K., Swaminathan M. Separation of lysine from other amino acids by circular paper chromatography. Sci. and Culture, 1954, v. 20, N 1, p. 51.
- McDaniel L. E., Wooley D. a. Peterson W. Growth factors for bacteria, VII Nutrient requirements of certain Butyl-Alcohol producing bacteria. Journ. Bacteriol., 1939, v. 37, N 3, p. 259.
- Rao N., Wadhvani T. Quantitative estimation of aminoacids by circular paper chromatography. Journ. Indian Inst. Sci., 1955, 37, N 2, A130—A140.
- Tatum E., Peterson W. a. Fred E. An unknown factor stimulating the formation of butyl alcohol by certain butyric-acid bacteria. Journ. Bacteriol., 1934, v. 27, N 2, p. 207.
- Tatum E., Peterson W. a. Fred E. Identification of asparagine as the substance stimulating the production of butyl alcohol by certain bacteria. Journ. Bacteriol., 1935, v. 29, N 6, p. 563.

*Е. Я. Рашба, Т. А. Галкина,
И. Я. Захарова и М. Б. Каганская*

**БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ, НАБЛЮДАЕМЫЕ
У НЕКОТОРЫХ БАКТЕРИЙ КИШЕЧНОЙ ГРУППЫ
В ПРОЦЕССЕ ИХ ИЗМЕНЧИВОСТИ**

(Институт микробиологии АН УССР)

В основе изменчивости микроорганизмов лежат изменения их обмена веществ. Поэтому изучение химического состава и обмена веществ у измененных форм по сравнению с исходными представляет большой интерес для понимания процессов изменчивости.

Настоящая работа проводилась в Институте микробиологии АН УССР в Отделе биохимии микроорганизмов. Мы изучали изменения в обмене веществ, наблюдающиеся при лабораторной изменчивости бреславльской и кишечной палочек. Работа велась комплексно с лабораторией изменчивости микроорганизмов Института микробиологии АН УССР, сотрудники которой (Визирь, Пасечник и Шур-Шульц, 1953, 1955) получали измененные формы и предоставляли их для исследования. Изученные культуры принадлежали к трем группам: 1) варианты, выделенные путем «наведения свойств»; 2) вторичные культуры, регенерированные из фильтрующихся форм; 3) щелочеобразующие варианты, полученные экспериментально и выделенные из природы.

В а р и а н т ы, в ы д е л е н н ы е п у т е м « н а в е д е н и я с в о й с т в ».

Биологическая суть этого явления состоит, очевидно, во влиянии специфических усвоенных питательных веществ, однако пути этого влияния совершенно неясны. Так как при «наведении свойств» происходит глубокое изменение обмена веществ у воспитуемого микроорганизма под влиянием питательных веществ, т. е. условий среды, притом изменение всегда получается направленное, в сторону приближения к «наводящему» микробу, то понятно, что установление характера биохимических изменений при таком воздействии представляет большой интерес.

В опытах были использованы варианты кишечной палочки, полученные Визирем, Пасечником и Шур-Шульцем (1953) путем выращивания кишечной палочки на средах, содержащих автолизаты бреславльской палочки — бактерии мышинного тифа, принадлежащей к группе паратифозных В-бактерий. В опытах указанных авторов выращивание кишечной палочки на этих продуктах приводило к появлению многочисленных вариантов, которые отличались от исходной кишечной палочки по ряду свойств. Так, они агглютинировались сыворотками против бреславльской палочки в довольно высоких разведениях, обладали некоторой иммуногенностью для мышей, предохраняя их от заболевания при заражении

живой культурой бреславльской палочки, сбразивали сахар так, как последняя, и т. п. Некоторые из вариантов приобретали также патогенность для белых мышей. Таким образом, по ряду свойств варианты приблизились к «наводящей» культуре и отдалились от исходной.

У измененных вариантов кишечной палочки было проведено изучение нуклеинового, пуринового обмена и нуклеопротеидов. Одновременно всем видам исследования подвергались и исходные культуры бреславльской и кишечной палочек.

В ранее опубликованных работах приведены данные по содержанию нуклеиновых кислот, активности нуклеаз и дезаминаз пуринов (Галкина, 1954; Рашба и Галкина, 1954; Рашба и Крачко, 1954). Опыты показали, что все варианты по этим показателям отличаются от исходных культур, причем данные у вариантов большей частью разнотипны, что соответствует их неустановившейся наследственности. Количество нуклеиновых кислот у отдельных субкультур вариантов было подвержено значительно большим колебаниям, чем у исходных культур, причем с течением времени оно иногда изменялось, притом в определенном направлении. Активность аденазы и гуаназы у некоторых вариантов была значительно большей, чем у исходных культур.

Для выделения нуклеопротеидов были применены методы, не вызывающие денатурации белков. Работа велась при охлаждении, при значениях pH, близких к нейтральному; при необходимости высушивания белков производилась лиофильная сушка. Установлено (Рашба и Каганская, 1957), что нуклеопротеиды, полученные из бреславльской и кишечной палочек, различаются по своим физико-химическим свойствам. Нуклеопротеид кишечной палочки имеет в три-пять раз большую вязкость, чем нуклеопротеид бреславльской палочки, и иную форму кривой осаждения в изoeлектрической зоне: нуклеопротеид кишечной палочки имеет один максимум осаждения в зоне $\text{pH}=4,0-4,6$; у нуклеопротеида бреславльской палочки, кроме этого максимума, есть еще один, меньший максимум в зоне $\text{pH}=5-6$. В нуклеопротеиде бреславльской палочки также меньше содержание фосфора (1,2%), чем в нуклеопротеиде кишечной палочки (в среднем 1,7%), что свидетельствует о меньшем содержании нуклеиновой кислоты.

Нуклеопротеиды исследованных вариантов 38, 60 и 125 по своей вязкости и форме кривых изoeлектрического осаждения ближе к белкам «наводящей» бреславльской палочки, чем к белкам исходной кишечной палочки. У них, как и у белков бреславльской палочки, есть дополнительный белковый компонент, обуславливающий наличие второго максимума. Однако нуклеопротеиды вариантов имеют и некоторые частные отличия по содержанию фосфора и по форме кривых изoeлектрического осаждения.

В дальнейшем эти нуклеопротеиды были фракционированы при помощи высаливания нейтральными солями. Был выделен «истинный» нуклеопротеид, соотношение азота и фосфора в котором у кишечной и бреславльской палочек составляло 4—6, а у вариантов — 11—12. Выход этого нуклеопротеида у кишечной палочки оказался значительно выше, чем у бреславльской палочки и вариантов.

Предварительным исследованием серологических свойств полученных белковых фракций установлены родственная связь вариантов между собой и с бреславльской палочкой и отдаленность от кишечной палочки.

Иным методом фракционировались белки кишечной, бреславльской палочек и вариантов кишечной палочки с целью изучения белковых фракций методом электрофореза (Галкина, 1958). Фракционирование прово-

дилось путем последовательного извлечения бактериальной массы слабыми растворами бикарбоната и щелочи; определение подвижности в электрическом поле — по методу подвижной границы, для чего удалось разработать методику получения прозрачных растворов исследуемых белковых фракций. Опыты проводились при $\text{pH}=7,7$ в фосфатном буфере и при $\text{pH}=8,6$ в вероналовом буфере. Полученные результаты приведены в таблице.

Количество пиков на электрофореграмме нуклеопротеидов различных вариантов кишечной палочки

Микроорганизм	Белковые фракции, извлекаемые из бактерий					
	0,1 М NaHCO_3		0,05 М NaOH		0,1 М NaOH	
	$\text{pH}=7,7$	$\text{pH}=8,6$	$\text{pH}=7,7$	$\text{pH}=8,6$	$\text{pH}=7,7$	$\text{pH}=8,6$
Кишечная палочка 163	1	1	2	2	2	2
Бреславльская палочка 353	1	1	2	2	2	3
Вариант кишечной палочки 60	2	2	2	2	2	2
То же 125	1	1	3	2	2	2

Нуклеопротеидная фракция, извлекаемая из бактериальных тел раствором 0,1 М NaHCO_3 , у варианта 60 отличается от соответствующей фракции кишечной и бреславльской палочек наличием двух пиков на электрофореграмме, а у варианта 125 — похожа на исходные бактерии. Из белковых фракций варианта 125 фракция, извлекаемая 0,05 М NaOH , при $\text{pH}=7,7$, также разделяется на иное число пиков, чем соответствующая фракция, полученная из других бактерий. Таким образом, некоторые белковые фракции обоих вариантов по количеству белковых компонентов отличаются от белковых фракций исходной кишечной палочки, а также и от белковых фракций «наводящей» бреславльской палочки.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что при «наведении свойств» происходит глубокая перестройка белков изменяемого микроорганизма, отчасти в сторону приближения к «наводящей» культуре, отчасти — в ином направлении.

Вторичные культуры, регенерированные из фильтрующихся форм бреславльской палочки.

Биологическая суть явления регенерации бактериальных культур из фильтрующихся форм, а также характер вторичных культур служат предметом дискуссии. В частности, одни авторы утверждают, что регенерированные вторичные культуры редко возвращаются к исходным формам, а чаще образуют своеобразные культуры, которые не сходны с родительскими и даже, возможно, представляют собой новые виды. Другие находят, что фильтрующиеся формы после регенерации очень быстро приобретают свойства исходных форм.

Почти все авторы, изучавшие вторичные культуры, отмечают, что они первое время развития нередко «биохимически инертны», т. е. не обладают способностью разлагать сахара пестрого ряда и осуществлять другие превращения, характерные для исходных культур. Однако такое определение явно неточно, ибо способность этих культур расти указывает на наличие у них обмена веществ, т. е. определенной биохимической активности. Поэтому изучение регенерированных (из фильтрующихся) форм культур представляет собой интересную задачу для изучения вопросов биохимизма в связи с изменчивостью.

Нам были предоставлены для исследования вторичные культуры, полученные Визирем, Пасечник и Шур-Шульц (1955) из фильтрующихся форм бреславльской палочки на различных этапах их развития, начиная со второго-третьего пассажа после выделения и в течение трех лет культивирования.

У этих культур изучались нуклеиновый и пуриновый обмены, а также потребление ими углеводов.

Исследование содержания в отмытой бактериальной массе пуринов и активности их дезаминаз (Захарова, 1957а, 1957б, 1957в, 1957г) показало, что вторичные культуры в ряде случаев имеют большую активность аденазы и дезаминазы дезоксирибонуклеиновой кислоты, чем исходная бреславльская палочка. Количественное содержание общих пуринов у 19 из исследованных 22 культур было несколько большим, чем у исходных штаммов. Одна группа регенерированных форм особенно отличалась от бреславльской палочки высокой активностью аденазы и большим содержанием пуринов. Эти культуры также интенсивно окисляли аденин за счет кислорода воздуха. Установлено, что причиной этого служит наличие у этих культур ксантиноксидазы, которая ранее у бактерий кишечной группы описывалась лишь как почти неактивный или отсутствующий фермент. Облучение дозой ультрафиолетовых лучей, останавливающей рост и размножение клеток, но не влияющей на их эндогенное дыхание и на дезаминирование ими аденина, полностью прекращает использование кислорода при последнем процессе, т. е. инактивирует ксантиноксидазу.

Установлено также, что группа регенерированных культур, активно потребляющих аденин, кроме повышенного содержания общих пуринов, отличалась также увеличенным содержанием кислотонерастворимых пуринов, т. е. пуринов нуклеиновых кислот.

Исследование содержания нуклеиновых кислот и активности нуклеаз у ряда вторичных культур (Галкина, 1958) показало, что у большинства из них содержание дезоксирибонуклеиновой кислоты такое же, как у исходной бреславльской палочки, а содержание рибонуклеиновой кислоты выше, чем у нее. Активность нуклеаз была такая же, как у исходной бактерии, за исключением трех вторичных культур, обладавших высокоактивной дезоксирибонуклеазой.

Рашба (1956) нашла, что все вторичные культуры, в том числе и не разлагавшие сахаров пестрого ряда, способны к эндогенному дыханию, а также окисляют различные субстраты. У некоторых культур дыхание было слабее; у других — сильнее или такое же, как у исходных культур; у двух вторичных культур бродильная активность оказалась выше, чем у бреславльской палочки. Не обнаружено ни одной «инертной» культуры, хотя некоторые из них при исследовании на средах пестрого ряда в течение года и более не были способны к подкислению среды. Это объясняется большей чувствительностью манометрического метода по сравнению с методом пестрых рядов.

Часть «инертных» культур действительно оказалась вовсе неспособной к потреблению углеводов, однако эти культуры отнюдь не были «биохимически инертными», так как они могли энергично окислять аминокислоты, аспарагин, пировиноградную кислоту, а некоторые — и кислоты трикарбонового цикла. Кроме того, у них всегда наблюдалось значительное эндогенное дыхание. На средах Гисса эти культуры вначале вовсе не проявляли активности, а затем через различные промежутки времени стали подщелачивать среды. Именно эти культуры (щелочеобразующие варианты) дезаминировали аденин интенсивнее исходных форм. Они также

обладали в некоторых случаях способностью окислять и дезаминировать добавленные в среду белки, выделенные из бреславльской палочки, тогда как у самой исходной культуры эта способность проявлялась лишь в слабой степени. По мере развития культур они приобретали слабую способность к расщеплению углеводов (Рашба, 1957).

Таким образом, вторичные культуры иногда сходны с родительскими, иногда же значительно отличаются от них по обмену веществ. Нередки варианты с усиленной в каком-либо направлении биохимической активностью, однако нередко и формы с мало развитыми отдельными ферментными системами или вовсе не способные к отдельным реакциям обмена веществ. У большинства исследованных вторичных культур отмечено увеличение содержания нуклеиновых кислот по сравнению с исходной бреславльской палочкой.

Щелочеобразующие варианты, полученные из фильтрующихся форм бреславльской палочки.

Известно, что «щелочеобразователи» нередко выделяются из природы. К виду *Bact. alcaligenes faecalis* относят непатогенные культуры, не образующие на средах с углеводами ни кислоты, ни газа. Они обитают в кишечнике человека и различных видов животных, но нередко выделяются также из водопроводной воды, из сточных вод и других источников. Щелочеобразующие варианты нередко возникают в лаборатории при различных воздействиях на культуры бактерий; поэтому у ряда исследователей возникло мнение, что и щелочеобразователи, выделяемые из природы, представляют собой не самостоятельный вид, а продукты изменения бактерий кишечной группы. Эпидемиологическое значение их в связи с этим спорно.

Однако если изменчивость различных видов бактерий может приводить к образованию форм с однотипным обменом веществ, то в чем же суть этого изменения обмена, почему эти формы утрачивают способность к потреблению углеводов? Для разрешения этого вопроса были исследованы некоторые ферментативные системы щелочеобразующих вариантов как изученных в предыдущем разделе, так и выделенных из водопроводных и сточных вод, а также полученных Кудлай путем культивирования кишечной палочки на продуктах бреславльской палочки (Кудлай, 1954).

Установлено (Рашба, 1958), что хотя некоторые из исследованных культур и окисляли глюкозу, но все они потребляли аминокислоты гораздо интенсивнее сахаров. Очевидно, некоторые из щелочеобразующих вариантов потребляют углеводы и на средах пестрого ряда, но так как эти среды содержат пептон, то усиленное дезаминирование азотсодержащих субстратов приводит к подщелачиванию среды, вследствие чего эти культуры считаются неспособными потреблять углеводы. Все культуры обладали энергичным эндогенным дыханием.

Исследование дыхательного коэффициента культур, потребляющих и не потребляющих углеводы, показало, что без субстрата дыхательный коэффициент у всех культур около единицы (Рашба, 1958). Это говорит о потреблении субстратов, полностью окисляющихся до углекислоты и воды. Добавление глюкозы мало влияло на дыхательный коэффициент, добавление аланина почти всегда его снижало, но меньше всего у культур, выделенных из природы. Таким образом, полученные сведения не дают основания думать, что эндогенное дыхание происходит за счет белков. Однако некоторые из щелочеобразующих вариантов, как упоминалось выше, дезаминируют и окисляют добавленный бактериальный белок. Попытки выяснить механизм этого процесса (дезаминирование нерасщепленного белка сомнительно) привели нас к исследованию способности культур к протеолизу. Оказалось, что только некоторые вари-

анты (Кудлай, 1956) обладают сильной протеолитической активностью. У остальных культур способность к протеолизу (определяемая по разжижению желатины культуральным фильтратом и бесклеточным экстрактом культуры) была не большей, чем у кишечной и бреславльской палочек — исходных культур некоторых из исследованных щелочеобразователей, т. е. отчетливо выражена, но очень слаба. Поэтому сомнительно, чтобы в кратких опытах с окислением мог происходить протеолиз добавленного белка. Этот вопрос, однако, требует дополнительного изучения.

С целью установления причины неспособности ряда щелочеобразующих вариантов к потреблению углеводов, в частности глюкозы, были исследованы ферментные системы, осуществляющие начальные этапы углеводного обмена. Опыты показали, что культуры обладают активной аденозинтрифосфатазой, мало активными и нерегулярно проявляющими свое действие гексокиназой и фосфоглюкомутазой. Вовсе не обнаружено у них фермента альдолазы (Рашба, 1959). Весьма вероятно, что неспособность некоторых культур к превращению углеводов объясняется слабым развитием у них ферментных систем, осуществляющих начальные этапы углеводного обмена. Щелочеобразующие варианты в динамике развития раньше приобретают способность окислять углеводы, чем способность к их сбраживанию. Можно думать, что причиной этого служит недостаток альдолазы, необходимой для превращения углеводов по пути брожения.

Из этих данных видно, что свойствами «щелочеобразователей» обладают культуры, у которых обмен веществ может быть далеко не одно-типен.

Таковы результаты, полученные нами за несколько лет изучения биохимических изменений у бактерий при трех формах их изменчивости. 1) вызванной добавлением к питательным средам продуктов обмена родственного микроорганизма; 2) возникающей в результате регенерации бактерий из фильтрующихся форм; 3) приведшей к одинаковым результатам в смысле обмена веществ — щелочеобразованию, но вызванной различными, иногда не известными нам причинами у различных микроорганизмов.

Трудно пока прийти к определенному заключению об изменениях обмена веществ при различных видах изменчивости. Следует, однако, отметить, что при исследованных нами видах изменчивости в культурах наблюдаются два вида изменений обмена веществ.

С одной стороны, при любой форме изменчивости изменения в культуре не однозначны, они приводят к появлению разнообразных вариантов, иногда по обмену веществ резко отличающихся от исходной культуры и друг от друга. Эти изменения, по-видимому, зависят от индивидуальных особенностей прореагировавшей клетки, поэтому установить их причины в ближайшее время будет трудно.

С другой стороны, разные воздействия нередко приводят к образованию одинаково измененных форм, как, например, щелочеобразователи или желтопигментные культуры. Из последнего можно сделать вывод о том, что ответная реакция бактериальной культуры на воздействие среды не обязательно специфична. В ряде случаев на ряд разнообразных воздействий культура может реагировать определенным изменением, свойственным виду вообще. Таковы, например, описанные здесь и во многих других работах возрастание количества нуклеиновых кислот в клетках, потеря способности к потреблению углеводов. Однако на последнюю закономерность всегда накладывается индивидуальная реакция отдельных клеток, и в каждой группе измененных культур наблюдается разнотип-

ность размера и характера изменения. Например, на многие воздействия (пребывание в иммунном организме, воздействие бактериофага, продуктов обмена родственного микроорганизма при «наведении свойств», регенерация из фильтрующихся форм, воздействие антибиотиков и пр.) бактерии реагируют утратой сахаролитических свойств, но конкретная причина этого может быть различной у различных микроорганизмов, например, у отдельных вариантов не развиты те или иные ферментные системы. Поэтому более интересно выявить закономерности, приводящие к общим, описанным выше изменениям. Не исключена возможность, что они, согласно предположению Кудлай (1954) и других авторов, являются возвращением бактерий к формам обмена веществ, свойственным более примитивным, филогенетически более старым организмам.

ВЫВОДЫ

1. Исследование состава белковых фракций, нуклеинового и пуринового обмена вариантов, полученных из кишечной палочки при ассимиляции ею продуктов бреславльской палочки, показало значительную разнотипность обмена вариантов и отличия их как от исходной кишечной, так и от «наводящей» бреславльской палочки. Эти данные говорят о том, что у исследованных бактерий не наблюдалось превращения воспитуемого вида в «наводящий», несмотря на сходство их по ряду признаков и наличия направленного приближения вариантов к «наводящей» бреславльской палочке.

2. Изучение пуринового, нуклеинового и углеводного обмена вторичных культур, регенерированных из фильтрующихся форм бреславльской палочки, показало их разнотипность, большее содержание у многих из них пуринов и нуклеиновых кислот, а также большую активность ферментов, превращающих пурины, по сравнению с исходной культурой. «Биохимически инертных» культур не обнаружено. Из 30 и более исследованных вторичных культур лишь одна, по всем показателям обмена веществ, была идентична с исходной культурой бреславльской палочки.

3. Исследование углеводного и пуринового обмена у щелочеобразующих вариантов бактерий кишечной группы, как выделенных из природы, так и полученных экспериментально, позволило установить у многих из них наличие активных ферментативных систем, превращающих пурины, аминокислоты и другие азотсодержащие субстраты, и одновременно отсутствие или слабое развитие у них некоторых ферментов углеводного обмена. Это свидетельствует об изменении характера обмена веществ у щелочеобразующих вариантов по сравнению с исходными культурами.

ЛИТЕРАТУРА

- Візір П. Є., Пасічник А. М. і Шур-Шультц В. М. Мінливість мікроорганізмів при асиміляції мікробних продуктів, Повід. І. Загальна біохімічна і серологічна характеристика варіантів, Мікробіол. журн., 1953, XV, 3, 3; Повід. 2, Біологічна характеристика паратифоподібних варіантів, там же, 1953, XV, 4, 3.
- Візір П. Є., Пасічник А. М. і Шур-Шультц В. М. Фільтрівні форми *B. Breslau*, Повід. 1. Методи одержання та регенерації фільтрівних форм, Мікробіол. журн., 1955, XVII, 2, 7. Повід. 2. Коротка біологічна характеристика культур в процесі регенерації, там же, 1955, XVII, 3, 8.
- Галкіна Т. А. Нуклеази кишкової палички та їх зміни при вирощуванні її на середовищах з автолізатами *B. Breslau*, Мікробіол. журн., 1954, XVI, 2, 25.
- Галкіна Т. А. Кількість нуклеїнових кислот у *B. Breslau* і у вторинних культур, регенерованих з його фільтратів, Мікробіол. журн., 1958, XX, 4, 9.
- Захарова І. Я. Загальна кількість пуринів та кількість кислотонерозчинних пуринів у *B. Breslau* і у вторинних культур, регенерованих з його фільтратів, Мікробіол. журн., 1957, XIX, 1, 33.

- Захарова І. Я. Окислення та дезамінування пуринів у *B. Breslau* і у вторинних культур, регенерованих з його фільтратів, Мікробіол. журн., 1957, XIX, 1, 25.
- Захарова І. Я. Активність дезаміназ пуринів і нуклеїнових кислот у вторинних культур, регенерованих з фільтратів *B. Breslau*, і у вихідних культур, Мікробіол. журн., 1957, т. XIX, 1, 17.
- Захарова І. Я. Изучение расщепления и содержания пуринов у вторичных культур, регенерированных из фильтрующихся форм *B. Breslau*. Автореферат канд. диссертации, 1957, Киев.
- Кудлай Д. Г. Изменчивость микробов кишечной группы. Медгиз, 1954.
- Кудлай Д. Г. Иммунохимическое изучение изменчивости микроорганизмов. Тр. XIII Всесоюзного съезда эпидемиологов, микробиологов и инфекционистов, 1956.
- Рашба О. Я. і Крачко Л. С. Активність дезаміназ пуринів і рибонуклеїнової кислоти у варіантів *B. coli*, вирощених на автолізатах *B. Breslau*, Мікробіол. журн., 1954, XVI, 1, 34.
- Рашба О. Я. і Галкіна Т. А. Нуклеїнові кислоти кишкової палички та їх зміни при спрямованій мінливості цієї палички, Мікробіол. журн., 1954, XVI, 1, 27.
- Рашба О. Я. Активність дихання і бродіння у культур, що регенерують з фільтратів бреславльської палички, Мікробіол. журн., 1956, XVIII, 3, 30.
- Рашба Е. Я. Некоторые черты обмена веществ у непотребляющих глюкозу культур, выделенных из фильтратов бреславльской палочки, Микробиология, 1957, XXVI, 3, 277.
- Рашба Е. Я. и Каганская М. Б. Исследование нуклеопротеидов вариантов кишечной палочки, полученных при ассимиляции продуктов бреславльской палочки. Биохимия, 1957, 22, 6, 1008.
- Рашба О. Я. Ферменти початкових етапів вуглеводного обміну у бактерій кишкової групи — «лугоутворювачів», 1958. Мікробіолог. журн., 1958, XX, 4, 9.
- Рашба О. Я. Окиснення глюкози і аланіну бактеріями кишкової групи — «лугоутворювачами», Мікробіолог. журн., 1958, XX, № 3, 56.
- Рашба О. Я. До питання про ферменти початкових етапів вуглеводного обміну у бактерій кишкової групи — «лугоутворювачів», Мікробіолог. журн., 1959, XXI, 2, 57.

З. П. Телегина и З. С. Смирнова

**ВЛИЯНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ
НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ОКИСЛЕНИЯ ПРОПАНА
У MYCOBACTERIUM LACTICOLUM И PSEUDOMONAS SP.**

(Всесоюзный научно-исследовательский
геолого-разведочный нефтяной институт)

В настоящее время бактерии, окисляющие газообразные углеводороды, используются как показательные организмы при микробиологической разведке на нефть и газ. Основными индикаторными микроорганизмами служат бактерии, окисляющие пропан. Наряду с ними используются и метанооксиляющие бактерии.

В результате многочисленных бактериальных съемок, проведенных на территории Советского Союза (Могилевский, 1953; Могилевский и Сухова, 1955; Самойлова, 1948; Самойлова, Солодунов и др., 1956), было установлено, что распространение пропанооксиляющих и в значительной мере метанооксиляющих бактерий приурочено к местам скопления метана и пропана в подземных водах и породах, связанных с нефтяными и газовыми месторождениями. В районах, удаленных от месторождений нефти, бактерии, окисляющие углеводороды, встречаются весьма редко. Так, например, в образцах огородной, болотистой, лесной и садовой почв, отобранных в различных районах Московской области и содержащих значительное количество органического вещества, пропанооксиляющие бактерии обнаружены нами не были. Они также не встречались и в образцах подпочвенных отложений, отобранных в Рамешском районе Московской области с глубины 2,5—3,5 м (табл. 1).

Пропанооксиляющие бактерии практически не были обнаружены и в колодезных водах Московской области, обследованных Славниной и Телегиной (1955).

В то же время в подземных водах и породах нефтеносных районов эти микроорганизмы встречаются во многих образцах (табл. 2).

Приуроченность микроорганизмов к местам скопления углеводородов свидетельствует об их специфичности.

В литературе есть указания Хьюттона и Зобелла (Hutton and ZoBell, 1949), а также Дэвиса (Davis и др., 1956) на то, что среди микроорганизмов, окисляющих газообразные углеводороды, существуют строго специфические формы, не способные развиваться на обычных органических средах. Наряду со строго специфичными видами существуют микроорганизмы, способные развиваться за счет легко усвояемых органических веществ, однако в присутствии метана (Münz, 1915) или пропана (Кузнецов и Телегина, 1957) их развитие идет интенсивнее.

Таблица 1

Распространение бактерий, окисляющих пропан, в почвах и подпочвенных отложениях Московской области

Почва	Район	Количество образцов	
		общее	с бактериями
Огородная	Ухтомский Калининский Нарсфоминский Жуковский Ст. Ново-Гиреево	7	0
Заболоченная	Ухтомский	2	1
Лесная	Калининский Нарсфоминский	2	0
Садовая	Ухтомский Нарсфоминский Калининский	3	0
Подпочвенные отложения	Раменский	59	0

Таблица 2

Распространение бактерий, окисляющих пропан, в водах и породах, отобранных в нефтеносных районах

Район	Объект исследования	Год отбора образца	Количество образцов		Процент образцов с наличием по бактериям
			общее	с бактериями	
Терско-Кумская депрессия	Вода	1954	231	58	25,1
То же	"	1955	395	101	25,6
"	Подпочвенные отложения с глубины 2—3 м	1954	276	90	32,7
"	То же	1955	258	58	22,6
Ферганская впадина (промыслы Избаскент и Майли-Су)	Вода	1957	19	14	73,6

Многие исследователи (Бокова, 1946, 1947; Нечаева, 1949 и др.) считают, что бактерии, окисляющие углеводороды, способны развиваться за счет многих источников органического углерода, но после культивирования на средах с легко усвояемым органическим веществом они теряют способность окислять газообразные углеводороды.

Изучение пропаноокисляющих бактерий, с этой точки зрения, представляет большой интерес и имеет практическое значение для микробиологического метода разведки.

ОКИСЛЕНИЕ ПРОПАНА *MYCOBACTERIUM LACTICOLUM* И *PSEUDOMONAS* SP. ПОСЛЕ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА ОРГАНИЧЕСКИХ СРЕДАХ

Нами были поставлены опыты с двумя чистыми культурами пропан-окисляющих бактерий — *Mycobacterium lacticolum* (№ 104) и *Pseudomonas* sp. (№ 22). *Mycobacterium lacticolum* выделена из пластовой воды, отобранной из артезианской скважины с глубины 250 м на площади Озек-Суатского нефтяного месторождения. *Pseudomonas* sp. выделена из колодезной воды, отобранной вблизи Дмитровского шоссе в Московской области.

Указанные микроорганизмы культивировались от 15 до 225 дней на твердой минеральной среде с 1—2% легко усвояемых органических веществ (глюкоза, этиловый спирт) без пропана. Параллельно эти культуры выращивались на минеральной среде, не содержащей органических веществ, в атмосфере, состоящей из смеси пропана и воздуха.

После культивирования на среде с органическими веществами испытывалось отношение *Mycobacterium lacticolum* и *Pseudomonas* sp. к окислению пропана. Перед постановкой опыта культуры бактерий пересеивались на свежие среды. Молодые двухсуточные культуры помещались в прибор, за основу которого взята схема прибора Зёнгена (рис. 1).

Прибор состоит из колбы емкостью 250 мл (1), цилиндра с делениями емкостью 220 мл (2) и склянки с солевым раствором (3).

Питательная среда и культура бактерий вводились в стерильную колбу. Объем культуральной среды варьировал от 60 до 100 мл. Газовая смесь, состоящая из $\frac{1}{3}$ пропана и $\frac{2}{3}$ воздуха, вводилась за счет небольшого вакуума в сообщающиеся между собой колбу и цилиндр. Прибор помещался в термостат при 32°. После выравнивания температуры в жидкой и газовой фазах в приборе отмечался уровень солевого раствора, который принимался за начальное положение. Потребление пропана и кислорода в опыте фиксировалось по изменению уровня солевого раствора в цилиндре, который измерялся ежедневно в течение 8—12 дней. Состав газовой смеси определялся в начале и в конце опыта на приборе ВТИ. О нарастании биомассы в среде судили по увеличению количества органического углерода бактериальных тел. Органический углерод в культуральной жидкости определялся методом сжигания хромовой смесью (Фатчихина, 1948).

Результаты проведенных опытов представлены на рис. 2, 3.

Культура *Mycobacterium lacticolum* после выращивания на среде с этиловым спиртом и на МПА не снизила интенсивности окисления пропана по сравнению с контролем. После культивирования на среде с уксуснокислым кальцием интенсивность окисления пропана этой культурой значительно снизилась.

Поддерживать развитие культуры *Pseudomonas* sp. № 22 на среде, где единственным источником углерода был уксуснокислый кальций, не удалось. После выращивания на МПА эта культура совершенно утратила способность окислять пропан. После культивирования на среде с этиловым спиртом эта способность сохранилась, но была значительно ослаблена (рис. 3).

Полученные данные свидетельствуют о том, что бактерии, окисляющие пропан, ведут себя по-разному в отношении пропана после культивирования на легко доступном органическом веществе. Объясняется ли различие в поведении этих двух микроорганизмов тем, что они являются представителями разных родов, или тем, что они выделены из разных районов

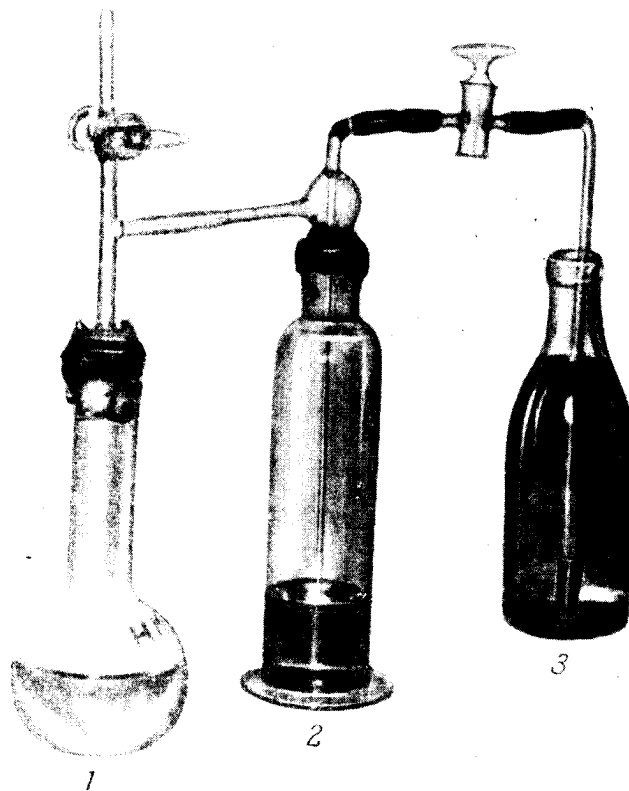


Рис. 1. Прибор для изучения газопоглощательной способности у бактерий в смысле нефтеносности, пока неизвестно. Этот вопрос остается открытым и требует дальнейших исследований со многими культурами.

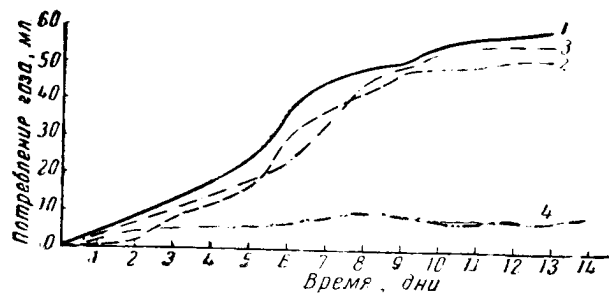


Рис. 2. Окисление пропана культурой *Mycobacterium lacticolum* после культивирования на средах с органическими веществами:

1 — контроль; 2 — этиловый спирт; 3 — МПА; 4 — уксуснокислый кальций.

Аналогичные результаты были получены Банхегги и Ярани (Banheggi, Jaranui, 1957), которые выделили из почвы над нефтяной залежью чистые культуры бактерий, окисляющих пропан, и установили, что одни

8 Труды Ин-та микробиологии, вып. 6

из них после выращивания на органических веществах теряли способность окислять пропан, другие — не утрачивали это свойство даже после восьмимесячного культивирования на органической питательной среде.

Дэвис и другие (Davis и др., 1956) предполагают, что выращивание микроорганизма на среде с органическим веществом, которое является каким-то промежуточным звеном окисления углеводорода и наиболее

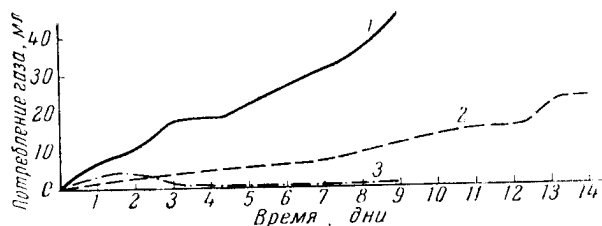


Рис. 3. Окисление пропана культурой *Pseudomonas* sp. после культивирования на средах с органическими веществами:

1 — контроль; 2 — этиловый спирт; 3 — МПА.

близко стоит к этому углеводороду, позволяет микроорганизму сохранить способность окислять углеводород. Если же это вещество очень отличается от углеводорода, то бактерии могут частично или полностью утратить способность окислять его после выращивания на этом органическом веществе.

ВЛИЯНИЕ МАЛЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ НА ОКИСЛЕНИЕ ПРОПАНА

Как уже указывалось выше, длительное культивирование микроорганизмов проводилось на средах с добавкой больших доз органического вещества (от 1 до 2%). Однако в подпочвенных отложениях и подземных водах легко доступные органические вещества встречаются в незначительных количествах. В связи с этим интересно было проследить, каким образом влияют малые концентрации органического вещества на окисление пропана бактериями. В литературе приведены данные о том, что добавление небольших доз органического вещества в среду стимулирует окисление метана (ZoBell, 1946; Нечаева, 1949).

Рис. 4. Влияние малых концентраций глюкозы на окисление пропана культурой *Mycobact. lacticolum*

1 — контроль; 2 — добавлено 0,001% глюкозы; 3 — добавлено 0,0001% глюкозы.

особенности экстракта почвы и лактата натрия (0,26 мг/л). В качестве органического вещества нами испытывалось действие малых концентраций глюкозы (0,001 и 0,0001%). В течение 10—12 дней отмечалась интенсивность потребления пропана культурой бактерий как в опыте с добавкой в среду глюкозы, так и в контроле. Кривые потребления газа культурой *Mycobacterium lacticolum* представлены на рис. 4.

Досталек (1954) наблюдал усиление роста пропаноокисляющих бактерий после прибавления небольших количеств органических веществ, в

При рассмотрении графика видно, что добавление малых концентраций глюкозы (0,001%—0,0001%) увеличивает интенсивность окисления пропана по сравнению с контролем.

ВЫВОДЫ

1. Бактерии, окисляющие пропан, распространены преимущественно в подземных водах и породах газонефтеносных районов.
2. Из подземных вод были выделены две чистые культуры микроорганизмов, способных окислять пропан. Культуры были идентифицированы как *Mycobacterium lacticum* и *Pseudomonas* sp.
3. *Mycobacterium lacticum* после культивирования на минеральной среде с этиловым спиртом или на МПА активно окисляют пропан. После выращивания на среде с уксуснокислым кальцием активность окисления пропана заметно снижается по сравнению с контролем.
4. *Pseudomonas* sp. (№ 22) после пребывания на МПА полностью утрачивает способность окислять пропан, сохраняя это свойство в ослабленной степени после выращивания на среде с этиловым спиртом.
5. Малые концентрации глюкозы (0,001—0,0001%) стимулируют окисление пропана культурой.

ЛИТЕРАТУРА

- Бокова Е. Н. Сравнительное изучение основных свойств бактерий, окисляющих газообразные и жидкие углеводороды, выделенных из глубинных слоев и из подпочвенных отложений, и выяснение некоторых условий, ограничивающих их развитие. Отчет по теме 10/45. Фонды ВНИГНИ, 1946.
- Бокова Е. Н. Окисление пропана *Mycobacterium rubrum* var. *propanicum*. Отчет 2446. Фонды ВНИГНИ, 1947.
- Досталек М. Пропанокисляющие бактерии. Чехословацкая биология, 1954, № 3, стр. 173.
- Кузнецов С. И., Телегина З. П. Некоторые данные по физиологии пропанокисляющих бактерий. Микробиология, 1957, т. XXVI, вып. 5, стр. 513.
- Могилевский Г. А. Микробиологический метод поисков газовых и нефтяных залежей. 1953.
- Могилевский Г. А., Сухова А. Н. Выяснение эффективности и обобщение газокоротажных работ и водной съемки по районам Европейской и Сибирской платформ. Отчет по теме 22/54. Фонды ВНИГНИ, 1955.
- Нечаева Н. Б. Два вида микобактерий, окисляющих метан. Микробиология, 1949, т. XVIII, вып. 4, стр. 310.
- Самойлова О. П. Отчет о водно-бактериальных исследованиях партии 25/48, произведенных в Татарской АССР, Чкаловской, Куйбышевской и Саратовской областях. Фонды ВНИГНИ, 1948.
- Самойлова О. П., Солодунов А. Н. и др. Отчет о работе Сталинградской опытно-методической партии 14/55. Фонды ВНИГНИ, 1956.
- Славина Г. П., Телегина З. П. Отчет о работе 2-го отряда тематической партии 22/54. Усовершенствование методики проведения газобиохимических исследований подземных вод. Фонды ВНИГНИ, 1955.
- Фатчинина О. Е. Метод определения окисляемости воды хромовой смесью. Гидрохимические материалы, 1948, т. XV, стр. 180.
- Rapheggi J. a. Jaranui J. Propan-oxydierende Bakterien. Тезисы доклада на конференции в Брюн, 1957.
- Davis I., Chase H. a. Raymond R. *Mycobacterium paraffinicum* n. sp. a bacterium isolated from soil. Appl. Microbiol., 1956, v. 4, N 6, p. 310.
- Hutton W. a. ZoBell C. The occurrence and characteristics of methaneoxidizing bacteria in marine sediments. J. of Bact., 1949, v. 58, N 4, p. 463.
- Münz E. Zur Physiologie der Methanbakterien (Dissert.). Halle, 1915.
- ZoBell C. Action of microorganisms on Hydrocarbons. Bacteriological Reviews, 1946, v. 10, N 1—2, p. 1.

Г. И. Журавский

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ СИНТЕЗА ЛИМОННОЙ КИСЛОТЫ У *ASPERGILLUS NIGER* MICH.

(Всесоюзный научно-исследовательский институт
кондитерской промышленности)

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные образованию лимонной кислоты при помощи грибов из рода *Aspergillus*, мы до сего времени не имеем ясных представлений о биохимическом процессе ее образования в клетках гриба. Между тем, познание этого процесса облегчило бы задачу получения максимальных выходов лимонной кислоты на производстве.

Работами Кёрри (Currie, 1917) и Мольяра (Molliard, 1922) установлено, что *Aspergillus niger* образует на средах, содержащих сахар, не одну, а несколько кислот: лимонную, щавелевую и глюконовую. Причем Кёрри показал, что если при культивировании гриба на нейтральном растворе образуется смесь щавелевой и лимонной кислот, то на сильно кислой среде ($pH=3$ и ниже) он вырабатывает преимущественно лимонную кислоту. Мольяр, а затем и Кардо-Сисоева (1935) установили, что ухудшение условий питания гриба путем, например, резкого понижения концентрации минеральных элементов в питательной среде ведет к формированию слабого мицелия, склонного к продуцированию преимущественно глюконовой кислоты.

Биохимический синтез лимонной кислоты представляет собой сложный процесс. О его природе в литературе есть самые противоречивые высказывания и теории, сводку которых можно найти у Львова (1938), Фостера (1950) и у др.

Не вдаваясь в подробности, мы остановимся на взглядах Буткевича (1939, 1941) и Костычева (1927, 1932).

Буткевич стремился обосновать и отстоять положение, согласно которому растительные кислоты, в том числе и лимонная, образуются в результате различных окислительных превращений углеводов, и эти превращения представляют собой процесс дыхания. В дальнейшем образующиеся кислоты могут, в свою очередь, подвергаться окислению вплоть до углекислоты, являясь, таким образом, промежуточной ступенью в процессе дыхания.

Костычев придерживался иного взгляда, считая, что большая часть лимонной кислоты образуется из сахара, но не в ходе дыхательного процесса, а в связи с белковым обменом растущего гриба. Он считал, что в случае прекращения усвоения азота грибом может происходить накопление лимонной кислоты, представляющей собой видоизмененный и окисленный углеродный скелет «неудавшихся» звеньев белковой молекулы.

Исходя из современного понимания общих положений о единстве обмена веществ в живой клетке и не углубляясь в детали резко противоположных взглядов на биосинтез лимонной кислоты, методически было бы более правильным искать здесь не только противоречия, а и все то общее, что могло бы на основе накопленного экспериментального опыта дать более правильное представление о физиологической сущности синтеза лимонной и органических кислот в живых клетках.

В современной растительной физиологии проблема генезиса органических кислот, по мнению Львова (1950), является одной из важнейших проблем. Действительно, органические кислоты занимают видное место в общем обмене веществ растений и в своих превращениях тесно связаны с другими важными сторонами их жизнедеятельности.

Физиологическую природу биосинтеза лимонной кислоты и зависимость этого процесса от условий культивирования гриба мы попытаемся рассмотреть на основе окислительных превращений продуктов гликолитического распада углеводов в цикле три- и дикарбоновых кислот (так называемый цикл Кребса), получившем признание многих биохимиков и физиологов (Krebs, 1943; Кретович, 1956).

В своей жизнедеятельности гриб использует значительную часть углеводов питательной среды на строительство тела, а также и на процессы дыхания для получения необходимой энергии. При наличии избытка углеводов выросший мицелий наряду с конституционными веществами синтезирует и запасные вещества. Кроме того, в живой клетке мы всегда находим разнообразные промежуточные соединения обмена веществ. К ним могут быть отнесены различные аминокислоты, а также разнообразные продукты распада и окисления органических веществ и продукты так называемого отклоненного обмена веществ. Многие из них, будучи продуктами жизнедеятельности клетки, выделяются из плазмы в клеточный сок или наружу в окружающий субстрат. К промежуточным веществам следует отнести и органические кислоты, в том числе и лимонную кислоту.

Современные знания предполагают исследование отдельных сторон внутриклеточного обмена веществ в тесной зависимости друг от друга. Это легко видно из схемы (конечно неполной) клеточного обмена веществ, составленной на основе цикла трикарбоновых кислот (рис. 1).

Бродильный распад углеводов в клетке тесно связан с фосфорным обменом и в большинстве случаев идет через пировиноградную кислоту. Отсюда в анаэробных условиях, в зависимости от набора ферментов, возможно образование молочной и масляной кислот, а также этилового спирта (рис. 1). В аэробных условиях пировиноградная кислота является также исходным веществом нового цикла окислительных превращений веществ на пути образования ряда органических кислот — уксусной, лимонной, α -кетоглутаровой, янтарной, фумаровой, яблочной и др. Хорошо известно, что входящие в цикл трикарбоновых кислот кетокислоты дают начало аминокислотам в результате прямого аминирования и персаминирования, открытого Браунштейном и Крицманом (Браунштейн и Крицман, 1937; Браунштейн, 1949). Из кетокислот (рис. 1) образуются аланин и две дикарбоновые кислоты — глутаминовая и аспарагиновая, а из них — все другие аминокислоты, идущие на построение белков.

Таким образом, существует тесная связь и взаимообусловленность между белковым обменом, превращением органических кислот, углеводным обменом и другими процессами в живой клетке, в том числе и с превращением жиров и жироподобных веществ.

этиловый спирт, появление которого прослеживается и у *Aspergillus niger* (рис. 1). Углеводы не являются единственным материалом для дыхания; в процессе могут быть включены белки, жиры и другие органические вещества.

Дыхание и превращение веществ тесно связаны между собой как энергетическая и материальная стороны единого обмена веществ живого тела. Направленность и интенсивность этих процессов у разных организмов обуславливаются наличием соответствующей ферментативной системы.

Путь ступенчатого окисления пировиноградной кислоты в процессе дыхания при возникновении и взаимном переходе ряда три- и дикарбоновых кислот друг в друга не исключает, а, наоборот, дополняет взгляд Буткевича (1939, 1941) на дыхание как на процесс окисления сахара с промежуточным образованием карбоновых кислот. Наличие же в одном цикле α -кетоглутаровой, фумаровой и щавелево-уксусной кислот, которые могут служить одновременно углеродными скелетами при построении белковых тел, говорит о правоте высказываний Костычева (Костычев и Чесноков, 1927; Костычев, 1932) в отношении пути образования ряда органических кислот в растениях.

По нашим наблюдениям, в присутствии избытка углеводов в субстрате и при прекращении активного роста происходит переполнение клеток промежуточными продуктами распада углеводов, которые при наличии соответствующей ферментативной системы могут перерабатываться в более или менее стабильные вещества — в органические кислоты, в том числе в лимонную кислоту. Эти наблюдения дают возможность полагать, что лимонная кислота накапливается в значительном количестве в результате незавершенного почему-либо синтеза аминокислот, как это предполагал Костычев (1932). Интенсивность образования лимонной кислоты грибом зависит от физиологических свойств, присущих данному штамму, от его состояния и от условий культивирования, в том числе и от условий питания. В настоящей работе для экспериментов мы использовали шт. № 6/5 гриба *Aspergillus niger*, являющийся наиболее активным кислотообразователем при сбраживании сахара.

Культивирование *Aspergillus niger* осуществляется на сахарном растворе, содержащем в 1 л питательные соли: NH_4Cl — 4,0 г; KH_2PO_4 — 0,5 г; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,5 г; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,05 г и $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,025 г. Питательный раствор наливается в сосуд слоем высотой 2 см и засеивается конидиями гриба. При температуре 32—34° через двое суток на поверхности среды вырастает сплошная пленка мицелия. В дальнейшем культивирование гриба осуществляется бесменным или сменным методами. В первом случае при наличии избытка сахара в питательной среде (20—25%) в клетках гриба двухсуточного возраста начинается превращение сахара в лимонную кислоту. Эта способность не только сохраняется, но даже усиливается при сменном методе культивирования, когда остаток питательного раствора под выросшей пленкой мицелия заменяется раствором сахара, лишенным питательных солей.

В табл. 1 и 2 приведены результаты серии опытов по сравнению процессов роста и кислотообразования у гриба в зависимости от методов культивирования и питания азотом.

Данные по урожаю мицелия показывают, что процессы роста у гриба на питательной среде не заканчиваются в течение двух суток, а продолжают идти и позже. На шестые сутки вес гриба увеличился более чем на 200%. При смене исходного питательного раствора на новый прирост гриба на среде с NH_4Cl еще более увеличился. Больше всего нарастал

Таблица 1

Продуцирование лимонной кислоты грибом при различных методах культивирования и в зависимости от формы азота в питательной среде (Культура бессменная, данные в г)

Высота слоя питательной среды, см	Форма азота	Через двое суток		Через шесть суток	
		получено лимонной кислоты	сухой вес мицелия	получено лимонной кислоты	сухой вес мицелия
2	NH ₄ Cl	1,86	2,25	4,42	7,00
	NH ₄ NO ₃	2,32	2,07	16,90	7,20
	NaNO ₃	1,54	1,50	14,16	5,90
8	NH ₄ Cl	3,02	2,73	19,69	10,95
	NH ₄ NO ₃	4,01	3,00	16,52	8,67
	NaNO ₃	1,05	1,32	16,46	7,07

Таблица 2

Продуцирование лимонной кислоты грибом при различных методах культивирования и в зависимости от формы азота в питательной среде (Культура односменная; рост—двое суток на питательной среде с высотой слоя 2 см, данные в г)

Форма азота	Брожение через четыре суток					
	на новой питательной среде			на 20%-ном сахарном растворе с азотом (NH ₄ Cl)		
	получено лимонной кислоты	сухой вес мицелия	получено лимонной кислоты в пересчете на 1 г сухого веса гриба	получено лимонной кислоты	сухой вес мицелия	получено лимонной кислоты в пересчете на 1 г сухого веса гриба
NH ₄ Cl	11,49	9,47	1,96	22,92	7,06	4,92
NH ₄ NO ₃	13,39	7,05	2,94	20,83	6,75	4,72
NaNO ₃	12,52	6,25	3,23	18,08	4,96	5,60

Примечание. Площадь грибной пленки 0,7 дм². На питание дано 210 мг азота на каждые 200 мл раствора, на брожение—105 мг азота на каждые 200 мл бродильного раствора.

мицелий, культивировавшийся бессменно на питательной среде с NH₄Cl, налитой слоем высотой 8 см. Такое своеобразное поведение гриба на питательной среде с хлористым аммонием, обладающим сильной физиологической кислотностью, несомненно является результатом вредного действия сильной минеральной кислоты, накапливающейся в субстрате после использования мицелием аммиачного азота. Минеральная кислота приводит к патологическим изменениям клеток (вздутие клеток и разрыв их оболочек), что вызывает крошение грибной пленки.

В результате ограничивается рост гриба и угнетается процесс образования лимонной кислоты. Естественно, что замена старого раствора на новый или культивирование гриба на высоком слое раствора обеспечивают удаление продуктов обмена веществ, тормозящих жизнедеятельность гриба.

При бессменном методе культивирования кислотообразование продолжается более или менее интенсивно у мицелия выросшего на средах с NH₄NO₃ и NaNO₃, в то время как у мицелия, выросшего на среде с NH₄Cl.

интенсивность кислотообразования резко слабеет. Эта разница сглаживается при переводе гриба на свежую питательную среду, а при культивировании в течение шести суток бессеменно на 8-сантиметровом слое среды гриб, выросший на среде NH_4Cl , даже обогнал по интенсивности кислотообразования два других, росших на NaNO_3 и на NH_4NO_3 . Наиболее эффективно биосинтез лимонной кислоты осуществлялся при переводе гриба на сахарные среды, содержащие, кроме сахара, только азот; здесь наибольшую продуктивность дал гриб, предварительно выросший на среде с NH_4Cl .

Рассмотрим физиологическую сущность процесса продуцирования грибом лимонной кислоты в зависимости от условий культивирования: 1) в период активного роста мицелия; 2) при продолжении минерального питания у выросшего мицелия; 3) при перерыве в минеральном питании мицелия; 4) при подкормке выросшего мицелия азотом.

1. ПРОДУЦИРОВАНИЕ ЛИМОННОЙ КИСЛОТЫ В ПЕРИОД АКТИВНОГО РОСТА МИЦЕЛИЯ

При температуре $32-35^\circ$ и прочих благоприятных условиях питательной среды идет быстрое прорастание конидий *Aspergillus niger*, разрастание гиф и формирование на поверхности раствора к концу вторых суток сплошной пленки гриба.

В период активного роста углерод раствора в основном расходуется на нужды строительного обмена, на синтез протоплазмы и на образование новых клеток мицелия. Интенсивный рост молодого мицелия сопровождается так же, как это показано ранее (Журавский, 1939а и б), усиленным расходом углевода и на дыхание.

Но кислотонакопление при этом происходит весьма слабо, причиной этого является не только усиленная трата сахара на строительный и энергетический обмен у растущего организма, но и общая слабость молодого формирующегося мицелия.

Растущий мицелий состоит из клеток, в большинстве своем несомненно имеющих еще не установившуюся ферментативную систему.

В таких недозревших клетках (Журавский с сотр., 1953; Фостер, 1950; Лилли и Барнетт, 1953) содержится весьма активная глюкозооксидаза, способствующая прямому окислению глюкозы до глюконовой кислоты. Вот почему содержание последней в питательном растворе из-под двухсуточного мицелия составляет до 30—50% от общей кислотности раствора. Содержание же лимонной кислоты достигает при этом только 50—60% от общей кислотности.

Следует учесть также, что наличие в питательном растворе физиологически кислых солей способствует накоплению в нем остатков минеральной кислоты, в связи с чем повышается кислотность раствора. Так, например, в результате избирательного поглощения азота из NH_4Cl в растворе может накапливаться соляная кислота настолько значительно, что наступает даже процесс самораспада и крошения всего мицелия, в основе которого лежат неправильное пузыревидное разрастание и распад клеток гиф гриба.

Пути основного расхода углевода, данного на питание в период роста гриба, представлены нами на упрощенной схеме клеточного обмена вещества (рис. 2, схема 1). Через двое суток после посева конидий грибная пленка созревает настолько, что становится пригодной для интенсивного биосинтеза лимонной кислоты.

среды приводит к дальнейшему нарастанию массы мицелия и переполнению клеток минеральными элементами, что ослабляет деятельность ферментативной системы, обуславливающей синтез лимонной кислоты. Аналогичную картину перезревания мицелия и ослабления кислотообразования у него мы наблюдаем и при сменном методе, когда в заменяющий сахарный раствор вводятся все элементы минерального питания (Журавский и Терентьева, 1955). Как видно из данных табл. 2, кислотообразующая активность мицелия в пересчете на единицу сухого веса у гриба, получившего дополнительное минеральное питание, примерно в два раза слабее, чем у гриба, находившегося на сахарном растворе с азотом. Это говорит о несомненной инактивации ферментативной системы, обуславливающей синтез лимонной кислоты, и об известном физиологическом перезревании клеток гриба под влиянием избытка внесенных элементов питания.

Об инактивации и перезревании мицелия, как показали наблюдения Журавского и Терентьевой (1955), можно судить и по тому, что повторное введение под мицелий сахарных растворов после прекращения подкормки минеральными элементами полностью уже не восстанавливает утраченную грибом интенсивность кислотообразования.

Как влияют на биосинтез лимонной кислоты отдельные элементы минерального питания, показывает опыт, проведенный нами совместно с Фишковой (табл. 3). Под опыт взят мицелий двухсуточного возраста и затем культивировавшийся на сахарном растворе одни сутки. Сухой вес гриба после двух суток роста 0,53 г. Лимонной кислоты получено на первом сахарном растворе 3,82 г. Элементы питания даны в том же количестве, в каком они вносятся в питательный раствор. Из опыта видно, что элементом, значительно угнетающим кислотообразование, является фосфор. Это отрицательное влияние фосфора усиливается при введении его в раствор вместе с азотом. Наибольшее ослабление синтеза кислоты мы наблюдаем в присутствии элементов азота, фосфора и серы в бродильном растворе. Из других элементов питания выделяется азот, который своим присутствием, наоборот, стимулирует синтез лимонной кислоты. Остальные элементы, такие как магний и калий, не оказали существенного влияния на этот процесс, хотя следует отметить некоторое усиление синтеза кислоты в случае применения комбинации азота и магния.

В табл. 4 представлены результаты анализов, проведенных совместно с Терентьевой, по динамике азота и фосфора в мицелии гриба, в зависимости от наличия этих элементов в бродильном растворе. Здесь мы видим, что в отсутствие азота в среде в нее постепенно начинает выделяться азот из мицелия. При наличии азота в субстрате, наоборот, он усваивается мицелием, причем поступление азота усиливается в присутствии фосфора и серы. В отличие от азота, поступления фосфора из гриба в раствор не наблюдалось в течение двух суток, что говорит о более прочном закреплении его в клетках гриба. Мицелий довольно легко усваивал фосфор из питательной среды, причем количество его в грибе почти удвоилось. Насыщение клеток мицелия фосфором было почти одинаковым как в присутствии азота, так и в его отсутствие. В результате поступления фосфора в мицелий его кислотообразующая активность резко понизилась. Несмотря на то, что в присутствии азота, фосфора и серы количество образующейся кислоты по сравнению с контролем понизилось на 12 г, а вес гриба при этом увеличился только на 0,5 г, количество использованного сахара оказалось таким же высоким, как и в контрольном варианте, давшем большой выход кислоты. Такой большой расход сахара при ассимиляции фосфора объясняется увеличенной энергией дыхания и, кроме

Влияние элементов минерального питания на синтез лимонной

Добавленные элементы		Контроль	NaCl	NH ₄ Cl	MgCl ₂	KCl
Получено лимонной кислоты	1 г на колбу	13,61	13,80	17,07	14,81	13,41
	% к контролю	100,0	101,4	125,4	107,4	98,5
Сухой вес мицелия, г		3,72	4,27	4,47	4,71	4,04
Выход кислоты в пересчете на 1 г сухого мицелия		3,36	3,23	3,82	3,14	3,32

Примечание Брожение трое суток на 20%-ном растворе сахара с добавлением

Общее количество продуцированной лимонной кислоты клетками *Aspergillus niger* азота, фосфора

Элементы, введенные в бродильный раствор	Введено в бродильный раствор, мг		Получено лимонной кислоты		Использовано сахара, г	Выход кислоты, % от использованного сахара
	азота	фосфора	г	% к контролю		
Контроль	0,0	0,0	15,68	100,0	21,06	74,4
N	143,5	0,0	16,32	104,1	23,46	69,7
P	0,0	28,2	9,81	62,6	18,39	53,3
N, P	128,4	34,7	7,74	49,4	20,39	38,0
N, P, S	135,1	34,7	3,84	24,5	21,06	18,1

Примечание. Культура в колбах, площадь грибной пленки 1,35 дм². После 163,6 мг и фосфора 17,8 мг. Кислоты (в пересчете на лимонную) получено 1,39 г. Бро- добавки минеральных элементов. Опыт продолжался двое суток.

того, превращением части сахара в неизвестные пока органические вещества нейтрального характера (Журавский, 1939а).

Наличие в питательной среде совместно азота, серы и фосфора обеспечивает продолжение синтеза белков и, в первую очередь, сложных типа нуклеопротеидов. Переполение клеток гриба-кислотообразователя протеидами приводит к угасанию биосинтеза лимонной кислоты. Естественно, что эта инактивация, связанная с перезреванием мицелия (переполением его клеток не только азотом, как полагал Костычев, но одновременно и фосфором), в значительной степени сохраняется и при переводе грибной пленки с раствора, содержащего зольные элементы, на сахарный раствор, лишенный их.

Основная масса углевода в период продолжающегося минерального питания расходуется грибом на рост клеток и на повышенное дыхание (Журавский, 1939а и б), на отложение запасных веществ и, в малой степени, на синтез лимонной кислоты (рис. 2, схема 2).

Таблица 3

кислоты клетками выросшего гриба *Aspergillus niger* (ит. 6/5)

Na_2SO_4	NaH_2PO_4	$\text{NH}_4\text{Cl}, \text{MgCl}_2$	$\text{NH}_4\text{Cl}, \text{KCl}$	$\text{MgCl}_2 + \text{KCl}$	$\text{NaH}_2\text{PO}_4 + \text{Na}_2\text{SO}_4$	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4, \text{NH}_4\text{Cl} + \text{KCl}$	$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4, (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4, \text{NH}_4\text{Cl}$
13,49	9,45	17,55	16,79	13,84	9,06	15,31	4,57
99,12	69,4	128,9	123,4	101,7	66,5	112,4	33,6
3,92	3,54	4,88	4,84	4,11	4,22	4,09	5,16
3,44	2,67	3,59	3,47	3,36	2,14	3,74	0,86

минеральных элементов. Площадь грибной плёнки 0,8 дм², объём раствора 160 мл.

Таблица 4

(ит. № 6/5) в зависимости от присутствия в бродильном растворе и усвоения грибом и серы

Сухой вес мицелия в конце опыта, г	Выход лимонной кислоты в пересчете на 1 г сухого мицелия за одни сутки, г	Динамика азота, мг		Динамика фосфора, мг		Отношение $\frac{\text{N}}{\text{P}}$ в плёнке гриба
		содержание в мицелии	изменение содержания в мицелии	содержание в мицелии	изменение содержания в мицелии	
5,46	1,99	153,9	-9,7	18,4	+0,6	8,8
5,49	2,07	230,5	+66,9	16,9	-0,9	13,7
5,66	1,22	156,4	-7,2	31,4	+13,6	5,0
5,59	0,97	238,2	+74,5	33,4	+15,6	7,1
6,07	0,45	253,4	+89,8	30,3	+12,5	8,4

двух суток роста сухой вес мицелия равен 2,41 г. Содержание азота в нем равнялось жение осуществлялось на 270 мл раствора, содержащего 16,04% сахара и указанные

3. ПРОДУЦИРОВАНИЕ ЛИМОННОЙ КИСЛОТЫ В СЛУЧАЕ ПЕРЕРЫВА МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ МИЦЕЛИЯ

Замена питательного раствора из-под выросшего мицелия на концентрированный раствор сахара, лишенный минеральных элементов, приводит к резкому прекращению ростовых процессов и к ослаблению дыхания (рис. 2, схема 3). В отсутствие азота, серы и фосфора в среде прекращается синтез белков. Возникает так называемый отклоненный обмен веществ, наступает переполнение клеток гриба промежуточными продуктами превращения углеводов. Не исключена возможность, что в данном случае таким продуктом может быть α -кетоглутаровая кислота, дающая при аминировании глутаминовую кислоту, являющуюся одной из важнейших аминокислот в строительстве белка. В связи с этим возникает блокировка ферментативной системы продуктами распада углевода в этом или в более раннем звене цикла трикарбоновых кислот.

Так как в этих условиях грибная плёнка начинает весьма энергично

продуцировать лимонную кислоту, то есть основание предполагать, что процесс накопления промежуточных продуктов, превышающий их потребление, достигает в данном случае уровня цис-аконитовой кислоты. Благодаря же блокированию аконитазы, катализирующей реакцию лимонная кислота → цис-аконитовая кислота, происходит переполнение клеток мицелия лимонной кислотой, которая затем начинает обильно выделяться из них в окружающий раствор.

Однако высокая кислотообразовательная деятельность мицелия продолжается сравнительно недолго. Через 2—4 суток наступает заметное уменьшение количества продуцируемой грибом лимонной кислоты. Это ослабление кислотообразования прогрессирует в дальнейшем, несмотря на периодические смены старых полусброженных сахарных растворов на новые. В табл. 5 показано, что мицелий, культивировавшийся на сахарном растворе без азота, на 7—8-е сутки процесса имел в три-шесть раз более низкую кислотообразующую активность (в пересчете на сухой вес), чем мицелий, получивший азот. Одновременно грибная пленка с поверхности перестает быть снежно-белой благодаря пропитыванию раствором, на котором она плавает.

Известно, что белки плазмы находятся в непрерывном движении — созидании и распаде. Для их возобновления необходимо создание новых аминокислот. В данном случае это почти исключено ввиду отсутствия азота в субстрате, а односторонний распад белков клеток продолжается с выделением аммиака, который либо частично реутилизируется, либо выходит из мицелия в виде мочевины или аммиачной соли лимонной кислоты. Безазотистые остатки аминокислот могут быть окислены до CO_2 и H_2O . Видимо поэтому у грибов рода *Aspergillus*, отличающихся повышенной интенсивностью физиологических процессов, в условиях недостатка азота в субстратах довольно быстро наблюдаются патологические явления — следствие очевидного нарушения свойств полупроницаемости у пограничных слоев плазмы — и падение ферментативной кислотообразующей активности клеток.

Несмотря на прекращение активного накопления живой материи, вес гриба на чистом сахарном растворе все же увеличивается, что происходит, очевидно, за счет отложения в клетках запасных веществ.

4. ПРОДУЦИРОВАНИЕ ЛИМОННОЙ КИСЛОТЫ В СЛУЧАЕ ПОДКОРМКИ ВЫРОСШЕГО МИЦЕЛИЯ АЗОТОМ

При замене питательного раствора под выросшей грибной пленкой концентрированным сахарным раствором с добавлением азота также приостанавливаются ростовые процессы и ослабляется дыхание. Но в присутствии азота в сахарном растворе синтез лимонной кислоты клетками гриба осуществляется наиболее активно и в течение весьма продолжительного времени (табл. 5).

Наличие постоянного избытка азота, очевидно, обеспечивает непрерывное восстановление и перестройку изменяющихся белков плазмы путем присоединения новых аминокислот и аминокислот взамен утраченных в процессах распада белков.

Звенья цикла трикарбоновых кислот — пировиноградная, α -кетоглутаровая, а также фумаровая или щавелевоуксусная — дают при аминировании соответственно аланин, глутаминовую и аспарагиновую кислоты. Перечисленные аминокислоты непосредственно или путем переаминирования обуславливают необходимое пополнение (и поддержание в активном состоянии) подвижных белков живой материи.

В этом, в первую очередь, надо видеть особое стимулирующее действие азота на процесс образования лимонной кислоты. Избыток вводимого с раствором азота может быть превращен внутри клетки в резервную обезвреженную для живых клеток форму глутамина или аспарагина.

Количественно эта потребность в азоте (как и в органических кислотах) здесь весьма мала, но без азота, а следовательно, без возобновления белков односторонний прогрессирующий распад их постепенно приводит к патологическим явлениям в организме гриба и к падению ферментативной активности в его клетках.

Сложные фосфорсодержащие белки менее подвижны, поэтому для сохранения активной жизнедеятельности у выросшей и культивируемой на сахарном растворе грибной пленки нет потребности в фосфоре. Присутствие в клетках гриба комплекса из непрерывно возобновляемых белков предохраняет мицелий от потери фосфора.

Такой вариант культивирования выросшего гриба создает и здесь отклоненный обмен веществ, приводящий к обильному выделению продуцируемой лимонной кислоты (рис. 2, схема 4). Избыток углеводов отлагается в виде запасных веществ — гликогена и др.

Периодическое выведение из-под кислотообразующей грибной пленки полу-сброженных растворов и замена их свежими бродильными растворами, богатыми сахаром, еще в большей степени стимулирует синтез лимонной кислоты в клетках мицелия (Журавский, 1950; Журавский и Терентьева, 1955). В связи с этим многосменный метод культивирования гриба, практикуемый обычно при сбраживании низких (2 см) слоев сахарных растворов, обеспечивает за 8—10-суточный период кислотообразования примерно вдвое большую продукцию лимонной кислоты, чем односменный метод (рис. 3).

Как видно из данных табл. 6, высокий уровень кислотообразования у гриба может быть обеспечен переводом выросшей грибной пленки на высокий (8—10 см) слой концентрированного сахарного раствора с азотом.

Усиленное продуцирование лимонной кислоты обеспечивается в этом случае на более продолжительное время увеличением запаса сахара и снижением тормозящего влияния на этот процесс продуктов жизнедеятельности гриба благодаря диффузии их в раствор.

Как показали наши исследования, высокий уровень кислотообразования возможен и при бессменном методе культивирования гриба. В этом случае активный шт. 6/5 гриба *Aspergillus niger* культивируется на высокоом (8—10 см) слое среды специально подобранного состава: мочевины — 1,52 г; NH_4Cl — 0,3 г; KH_2PO_4 — 0,25 г; $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0,97 г; Na_2SO_4 — 0,036 г; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,025 г и $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,0125 г в 1000 мл 17,5-процентного раствора сахара (pH-2,05). На таком растворе

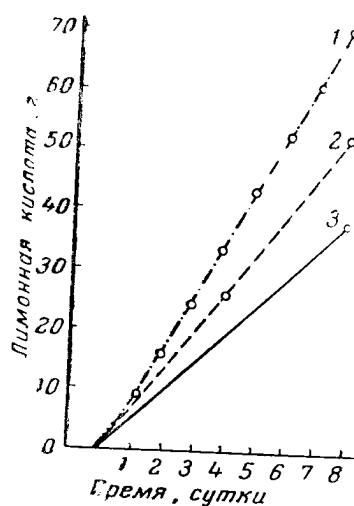


Рис. 3. Кислотообразование у *Aspergillus niger* (шт. № 6/5) в зависимости от метода его культивирования:

1 — при многосменном методе; 2 — при двусменном; 3 — при односменном.

Таблица 5

Влияние присутствия азота в бродильном сахарном растворе на процесс кислотообразования у *Aspergillus niger*
(Опыт в стаканах. Культура многосменная. Площадь грибной пленки 0,7 дм², высота слоя раствора² см)

Форма азота в питательном растворе	После двух суток роста		Наличие азота в бродильном растворе (NH ₄ Cl)	1-2-е сутки			3-4-е сутки			5-6-е сутки			7-8-е сутки			Всего получе- но лимонной кислоты	
	лимонной кислоты, г	сухой вес гриба, г		лимонной кислоты, г	сухой вес гриба, г	лимонной кислоты, г/г сухого тела гриба за одни сутки	лимонной кислоты, г	сухой вес гриба, г	лимонной кислоты, г/г сухого тела гриба за одни сутки	лимонной кислоты, г	сухой вес гриба, г	лимонной кислоты, г/г сухого теса гриба за одни сутки	лимонной кислоты, г	сухой вес гри- ба, г	лимонной кислоты, г/г сухого тела гриба за одни сутки	г	% к контролю
NH ₄ Cl	1,04	2,93	+	13,18	3,45	2,07	14,71	3,97	1,98	14,86	5,48	1,57	14,66	6,70	1,20	57,41	208,8
			—	10,88	3,16	1,78	10,35	3,57	1,54	4,24	4,98	0,50	2,03	6,16	0,18	27,50	100,0
NH ₄ NO ₃	1,09	1,33	+	12,71	3,56	2,60	11,63	3,58	1,63	10,38	5,18	1,19	10,43	6,10	0,93	45,15	191,2
			—	10,43	3,10	2,36	7,41	3,03	1,21	3,63	4,95	0,46	2,14	6,02	0,18	23,61	100,0
NaNO ₃	0,53	0,86	+	8,90	2,27	2,83	9,88	2,70	1,99	9,29	4,25	1,35	8,90	5,15	0,95	36,97	198,2
			—	7,05	1,56	2,61	6,03	2,02	1,88	2,71	3,47	0,49	2,86	4,22	0,37	18,65	100,0

был получен, как это видно в последней строке табл. 6, рекордно высокий выход лимонной кислоты, достигающий 1000 г с 1 м² грибной пленки в среднем за одни сутки процесса. Такая высокая активность гриба, находящегося бесценно на исходном растворе с минеральными солями, несколько не противоречит нашим предыдущим рассуждениям. В этой среде концентрация фосфора уменьшена вдвое, содержание серы доведено до возможного минимума и, вместе с тем, сохранен избыток азота, причем 90% его дано в виде мочевины. На этой среде выросшая грибная

Таблица 6
Значение высоты слоя культурального раствора для кислотообразующей активности гриба *Aspergillus niger*
(шт. 6.5. Опыт в стаканах)

Метод культивирования	Высота слоя раствора, см	Содержание сахара в растворе, %	Получено лимонной кислоты, г		Сухой вес мицелия в конце опыта, г	Синтезировано лимонной кислоты, г/г сухого гриба за одни сутки
			всего с 1 дм ²	с 1 м ² в среднем за одни сутки процесса		
Однодневный, двое суток роста и 8 суток брожения	2	25	37,99	379,0	7,08	1,07
	4	20	59,37	593,7	8,96	1,38
	5	20	69,79	697,9	9,99	1,48
	6	20	80,62	806,2	11,03	1,57
	7	20	87,51	875,1	11,10	1,70
	8	20	90,82	908,2	11,23	1,75
	9	20	92,14	921,4	12,05	1,67
Бесценный, 9 суток роста и брожения	8	17,5	91,42	1015,8	12,29	1,65

пленка питается в основном азотом и активно синтезирует лимонную кислоту. Очень малые количества фосфора, поступающего в результате диффузии из нижних слоев раствора в мицелий, тратятся на равномерный, замедленно идущий рост новых клеток и потому не являются помехой для биосинтеза лимонной кислоты, который длительно поддерживается на высоком уровне благодаря избытку в среде углеводов, азота и относительно недостатку фосфора и серы.

Следует отметить, что преобладание в питательном субстрате азота над фосфором находит соответствующее отражение и в содержании этих элементов в самом мицелии. Причем чем выше отношение содержания в мицелии азота к фосфору, тем активнее, как это видно из анализов (см. табл. 4), протекает и биосинтез лимонной кислоты.

Таким образом, надо полагать, что более или менее значительное образование лимонной кислоты наблюдается при отклоненном обмене веществ, возникшем в результате прекращения синтеза белков и других структурных веществ клетки. В этом случае продукты распада углеводов под воздействием специфической дополнительной ферментативной системы могут превращаться в некоторые стабильные вещества и, в частности, в лимонную кислоту. Наличие процесса образования лимонной кислоты в цикле три- и дикарбоновых кислот определяет тесную взаимосвязь этого процесса с основными физиологическими сторонами единого

обмена веществ в клетке — с белковым и углеводным обменом, с дыханием и т. д. При этом следует учесть, что, например, ослабление белкового синтеза в клетке не обязательно компенсируется количественно (по углероду) равным образованием лимонной кислоты. В молодом мицелии синтез кислоты может значительно преобладать. Наоборот, в стареющем, перекормленном фосфором и серой мицелии в силу инактивации ферментативной системы прекращение синтеза белков плазмы уже не сопровождается вспышкой кислотообразования.

Интенсивность продуцирования лимонной кислоты грибом находится в зависимости от условий культивирования и возрастных особенностей мицелия. Знание природы биосинтеза лимонной кислоты позволяет управлять жизнедеятельностью гриба с целью получения максимальных выходов ее на производстве.

ВЫВОДЫ

1. Синтез лимонной кислоты в клетках гриба рода *Aspergillus* является сложным ферментативным окислительно-восстановительным процессом, находящимся в тесной связи с общим обменом веществ плазмы.

2. При прекращении активного синтеза белка плазмы и других структурных веществ в присутствии избыточного количества сахара в субстрате в клетках гриба возникает так называемый отклоненный обмен веществ, в результате которого может накапливаться и лимонная кислота.

3. Молодой, энергично растущий мицелий гриба основную массу потребляемого углевода тратит на синтез структурных веществ клеток и усиленное дыхание. Синтез лимонной кислоты протекает весьма слабо.

4. Прекращение питания выросшего мицелия минеральными элементами при сменной культуре ограничивает ростовые процессы, резко стимулируя биосинтез лимонной кислоты.

5. Добавка в сменный сахарный раствор азота обуславливает более активное и устойчивое образование лимонной кислоты клетками гриба.

6. Пополнение запаса потребляемого грибом углевода и удаление продуктов его жизнедеятельности, тормозящих синтез лимонной кислоты, стимулируют процесс. Это достигается применением многосменного метода культивирования на низком (2 см) слое сахарных растворов или односменного — на высоком (8—10 см) слое сахарного раствора.

7. Избыточное снабжение выросшего мицелия элементами минерального питания, особенно фосфором и серой, ведет к резкому ослаблению биосинтеза лимонной кислоты.

8. Высокий уровень кислотообразования у гриба возможен и в присутствии элементов минерального питания при условии бессменного культивирования его на высоком (8—10 см) слое питательного раствора, содержащего минимальные количества серы и фосфора.

9. Отношение абсолютного содержания азота в пленке гриба к содержанию в ней фосфора является показателем кислотообразующей активности мицелия. Чем выше это отношение, тем активнее протекает биосинтез лимонной кислоты.

10. Познание физиологической природы процесса синтеза лимонной кислоты клетками гриба дает возможность добиться получения максимальных выходов лимонной кислоты путем создания благоприятных условий для его культивирования в условиях производства.

ЛИТЕРАТУРА

- Браунштейн А. Е. и Крицман М. Г. Образование и распад аминокислот путем интермолекулярного переноса аминогруппы. Биохимия, 1937, т. 2, вып. 2, стр. 242—256.
- Браунштейн А. Е. Биохимия аминокислотного обмена. Медгиз, М., 1949.
- Буткевич В. С. Растительные кислоты как продукт превращения углеводов грибами. Микробиология, 1939, т. VIII, вып. 3—4, стр. 286.
- Буткевич В. С. К современному состоянию вопроса о химизме процессов дыхания у растительных организмов. Сб. работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1941, стр. 91.
- Журавский Г. И. Газообмен и образование лимонной кислоты у гриба *Aspergillus niger*. Автореферат диссертации, ЛГУ, 1939а.
- Журавский Г. И. О газообмене гриба *Aspergillus niger* при образовании лимонной кислоты. Микробиология, 1939б, т. VIII, вып. 3—4, стр. 414.
- Журавский Г. И. Влияние свободной лимонной кислоты на процесс кислотообразования у гриба *Aspergillus niger*. Микробиология, 1950, т. XIX, вып. 1, стр. 65.
- Журавский Г. И., Новоселова Л. В., Елисеев М. И., Вулихман А. А. и Захарова Г. С. Производство пищевых кислот. Пищепромиздат, 1953.
- Журавский Г. И. и Терентьева О. Ф. О методах культивирования кислотообразующего гриба *Aspergillus niger* в производстве лимонной кислоты. Сб. работ ИЗИФ. 1955, вып. 3, стр. 172.
- Кардо-Сысоева Е. К. Производство глюконата кальция биохимическим путем. Тр. Научно-иссл. ин-та пищ. пром-сти Наркомпищепрома СССР, 1935, т. III, вып. 1, стр. 83.
- Костычев С. П. Pflanzenatmung. Berlin. 1924.
- Костычев С. П. и Чесноков В. А. Bildung von Citronensäure und Oxalsäure durch *Aspergillus niger*. Planta («Arch. f. wiss. Bot.»), 1927, Bd. 4.
- Костычев С. П. Получение лимонной кислоты биохимическим путем. Тр. Центр. научно-иссл. биохим. ин-та пищ. и вкус. пром-сти Наркомснаба СССР, 1932, т. 2, вып. 3/11, стр. 70.
- Кретович В. Л. Основы биохимии растений. Изд. 2. Изд-во «Сов. наука», 1956.
- Лилли В. и Барнетт Г. Физиология грибов. ИЛ, 1953.
- Львов С. Д. Дополнительная статья к книге Беннет-Кларка «Роль органических кислот в обмене веществ растений», 1938.
- Львов С. Д. Основные направления в историческом развитии учения о дыхании растений. Тимирязевские чтения, VIII. Изд-во АН СССР, 1950.
- Фостер Д. Химическая деятельность грибов. ИЛ, 1950.
- Currie J. N. The citric acid fermentation of *Aspergillus niger*. J. Biol. Chem., 1917, 31, p. 15.
- Krebs H. The intermediary stages in the biological oxidation of carbohydrate. Advances in Enzymology, 1943, 3, p. 191.
- Molliard M. Sur une nouvelle fermentation acide produite par le *Sterigmatocystis nigra*. Comptes rendus, 1922, 174, p. 881.

Е. Я. К а л а ш н и к о в

**БИОХИМИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ГРИБА ASPERGILLUS ORYZAE
И ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ЕГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ
В ПРОИЗВОДСТВЕ НА ОБРАЗОВАНИЕ АМИЛОЛИТИЧЕСКИХ
И ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ**

(Украинский научно-исследовательский институт
пищевой промышленности, Харьков)

За последние годы в различных отраслях промышленности, перерабатывающей сырье растительного и животного происхождения, все в большей мере определяется новое направление в технологии, связанное с использованием ферментов плесневых грибов. По открывающимся технологическим возможностям и экономической эффективности это направление весьма перспективно и заслуживает самого серьезного внимания.

Применение грибных препаратов в производстве не просто восполняет часто ощущаемый недостаток ферментов в перерабатываемом сырье. Известно, что ферментные системы разного происхождения дополняют друг друга, и в силу этого каталитический эффект при совместной их работе получается более значительным, чем простая сумма эффектов при раздельном их действии. Применение грибных ферментов в промышленности, как правило, приводит к существенной интенсификации технологических процессов, повышает коэффициент использования сырья и положительно сказывается на качестве выпускаемой продукции.

Из всего многообразия ферментов, вырабатываемых плесневыми грибами, в настоящее время в промышленности в виде специально получаемых препаратов используются только амилалитические, протеолитические и пектолитические ферменты. Несмотря на ограниченные масштабы их производства и отсутствие промышленного выпуска очищенных препаратов специализированного назначения, ферменты плесневых грибов уже находят применение в ряде отраслей нашей пищевой и легкой промышленности: в спиртовом производстве, в пивоварении (Калашников и Лифшиц, 1949а, б и в; Калашников, Лифшиц, Михайловская и Трайнина, 1957), в хлебопечении, в производстве мальтозных продуктов (Левин, 19516) и плодово-ягодных соков (Эпштейн, 1939), в медицинской, кожевенной и текстильной отраслях промышленности¹. Нет сомнения, что области их применения в недалеком будущем будут расширены и что для регулирования биохимических процессов в производстве будут

¹ Приводятся литературные ссылки только на работы, выполненные в Украинском и.и. ин-те пищевой промышленности.

привлечены, кроме названных, и другие ферментные системы плесневых грибов и других микроорганизмов.

Основными предпосылками для широкого использования ферментов микробиологического происхождения должны быть организация массового промышленного их производства и выпуск очищенных препаратов различного назначения в виде изолированных ферментов. Этого можно достигнуть только в результате создания и развития отечественной ферментной промышленности, совершенствования способов производства ферментных препаратов и максимального снижения их стоимости.

В настоящее время первые шаги в этом направлении уже сделаны. На основе исследований и технологической схемы, разработанной в институте, построены и работают ферментные цехи в системе пивоваренной промышленности (при Харьковском пивзаводе № 1, при Львовском пивоваренном заводе, при Ростовском-на-Дону квасоферментном заводе). Ферментные цехи есть и в других отраслях промышленности: в спиртовой (Серебряно-Прудский), соковой (Старо-Русский) и кожевенной (при Московском кожзаводе). Годовая производственная мощность всех этих цехов составляет около 1000 т неочищенных ферментных препаратов. В текущем году заканчивается строительство второй очереди Львовского ферментного цеха мощностью 600 т сухого препарата в год и цеха ферментных препаратов при Батумском пивзаводе мощностью 150 т в год. Подготовлена техническая документация к строительству ферментных цехов в Южно-Сахалинске, в Ташкенте, в Гомеле и Бабушкино (Московская обл.). При вводе в эксплуатацию этих строящихся и запроектированных цехов и доведении до проектной мощности ростовского цеха выпуск ферментных препаратов достигнет 3000 т в год. Существенным недостатком на данном уровне производства ферментных препаратов должно быть признано то, что все они в настоящее время в промышленном масштабе выпускаются только в неочищенном виде, представляя собой высушенную производственную культуру гриба с остатками неиспользованной плотной питательной среды. Наличие в них большого количества балластных веществ ограничивает возможности применения таких неочищенных препаратов во многих отраслях промышленности.

Несмотря на то, что уже разработаны технологические схемы очистки ферментных препаратов (УИИИПП, ВНИИСП, ВНИИПП), они пока не реализованы в производстве. Это является одной из первоочередных задач в деле дальнейшего развития нашей ферментной промышленности.

В данной статье мы попытаемся на основе работ, выполненных в Украинском научно-исследовательском институте пищевой промышленности, рассмотреть основные факторы биологического порядка, определяющие успешность производства амилолитических и протеолитических ферментов при помощи плесневых грибов.

Важнейшими условиями эффективной работы производства являются соответствующий подбор высокоактивного в ферментном отношении вида и штамма гриба и создание благоприятных технологических режимов для образования ферментов.

Наиболее полно это может быть обеспечено на основе всестороннего изучения биохимических и физиологических особенностей используемого плесневого гриба с учетом его ответной реакции на изменяющиеся условия внешней среды.

Уже давно известно, что некоторые виды плесневых грибов из родов *Aspergillus*, *Rhizopus* и *Mucor* способны накапливать в культурах большое количество амилолитических и протеолитических ферментов. Для выделения активных штаммов, которые могли бы быть использованы для

этой цели в производстве, нами (Калашников и Лифшиц, 1946), а затем Татаренко (1956, неопубликованные данные) было проведено специальное обследование множества плесневых грибов, полученных непосредственно из природных условий и из различных микологических коллекций.

Из числа обследованных плесневых грибов отдельные виды и штаммы весьма значительно различались по своей способности образовывать амилолитические и протеолитические ферменты. Так, амилолитическая (осахаривающая) способность (О. С.), отнесенная к 100 г сухой культуры, колебалась у них от 1 до 350 ед. и протеолитическая (П. С.) — от 20 до 695 ед.¹, причем все наиболее активные в ферментативном отношении штаммы оказались представителями группы *Aspergillus oryzae-flavus*.

Заслуживает внимания и тот факт, что протеолитическая активность у большинства штаммов не коррелирует с амилолитической активностью. Так, высокоактивный в протеолитическом отношении (400 ед.) штамм *A. oryzae* 158 давал только 69 ед. амилолитической активности, у штамма же *A. oryzae* 665 при протеолитической активности до 700 ед. амилолитическая активность не превышала 20 ед. Разумеется, что это обстоятельство должно учитываться и использоваться в производстве, особенно в том случае, когда ставится задача получения преимущественно протеолитических ферментов.

В качестве активных образателей амилолитических ферментов из всех обследованных грибов, в том числе 40 штаммов вида *A. oryzae*, заслуживающими внимания, оказались только пять штаммов *A. oryzae* (80, 81, 378, 476 и 586, по инвентарной описи Музея живых культур Института). Амилолитическая их активность в лабораторных условиях соответственно равнялась 206, 176, 187, 180 и 157. Однако к штаммам, отбираемым для использования в производстве, помимо высокой ферментообразовательной способности, должны предъявляться и другие дополнительные требования, в частности, быстрое вегетативное развитие, способность при соответствующих условиях давать обильное конидиообразование, малая вариабельность и устойчивость биохимических свойств.

К сожалению, далеко не все штаммы *A. oryzae* удовлетворяют этому требованию. Многие из них склонны к изменчивости или расщеплению с образованием вариантов, причем в подавляющем большинстве случаев это приводит к заметному снижению или даже к полной утрате ценных производственных признаков.

Так, в практике нашей работы пришлось столкнуться с весьма неприятным явлением, когда ранее отобранный активный шт. 80, с которым уже длительное время работали на производстве, подвергся сильной дегенерации и от него пришлось отказаться. После этого в производство был введен шт. 81, с которым и велась работа на протяжении нескольких лет.

В 1957 г. Татаренко было получено два варианта шт. 476: один — бархатистый (методом посева на чашки Петри), обладающий более быстрым развитием и потому лучше сопротивляющийся бактериальному инфицированию, и второй — вариант 476-И, полученный в результате ультрафиолетового облучения исходного шт. 476, обладающий в 1,5—2 раза более высокой, по сравнению с ранее отобранными штаммами, амилолитической активностью. В настоящее время эти штаммы уже про-

¹ За амилазную единицу принимается стократная доза того количества фермента, для которого константа мономолекулярной реакции гидролиза крахмала равна 0,01 (по Вильштеттеру). Протеолитическая активность выражается количеством миллиграммов казеина, растворимого 100 мг ферментного препарата (по Ошима и Черч).

или производственную проверку и успешно применяются в работе Харьковского, Львовского и Ростовского ферментных цехов.

Как показала Лохвицкая (1952), существенным фактором, усиливающим изменчивость гриба, являются частые пересевы коллекционных культур, расщепляющие, по мнению автора, наследственную основу организма. Поэтому для поддержания культуры в стабильном состоянии следует избегать частых пересевов, ограничиваясь освежением коллекции один раз в 4—6 месяцев, не допуская сильного подсыхания плотной питательной среды.

Для предохранения основной культуры от вырождения необходимо вести систематический контроль за ее состоянием в коллекции и на стадии подготовки маточной культуры в производстве, а также по мере надобности счищать ее от возникающих вариантов.

В некоторых случаях коллекционные культуры ослабляют или даже совсем утрачивают способность конидиообразования, что весьма отрицательно сказывается на получении качественного посевного материала в производстве. Для восстановления нормального спороношения у частично дегенерировавших в этом отношении штаммов Татаренко (1949) предложен метод культивирования их на рассеянном свете. Усиливающаяся при этом способность образования репродуктивных органов сохраняется и в последующих поколениях при культивировании в темноте.

Для биохимической характеристики плесневого гриба *A. oryzae* следует кратко остановиться на некоторых особенностях вырабатываемых им ферментов. Весьма распространенным является представление, что амилолитические ферменты плесневых грибов, в том числе и *A. oryzae*, представлены только α -амилазой.

Однако ряд фактических данных ставит под сомнение правильность таких представлений. Исследованиями Левина (1949а и б, 1951а, 1954) экспериментально обосновывается более сложный характер амилолитических ферментов гриба *A. oryzae*. Наличие α -амилазы в ферментном комплексе проявляется в высокой декстринирующей способности, в сильно выраженной разжижающей функции, а также в стереохимической специфичности, сводящейся к тому, что продукты гидролиза обнаруживают мутаротацию, характерную для α -мальтозы. Количественное определение α -амилазной активности неочищенных препаратов гриба *A. oryzae* по методу Сандштедта, Нин и Блিশа (Sandstedt, Kneen, Blish, 1939) показало, что она в 10—13 раз превосходит α -амилазную активность лучших образцов ячменного солода (по литературным данным, 1000—1370 — для ферментных препаратов и 100 — для лучших солодов; α -амилазная активность трех образцов исследованного нами солода колебалась от 45 до 78).

Однако свести весь амилолитический эффект, наблюдаемый при гидролизе крахмала ферментами *A. oryzae*, к действию только α -амилазы никак нельзя, так как среди продуктов распада обнаруживается до 95,6% восстанавливающих сахаров, представленных в основном мальтозой и только на 8—10% глюкозой. Такая высокая осахаривающая способность, при преобладании среди продуктов гидролиза мальтозы, никак не свойственна α -амилазе и может быть объяснена присутствием в ферментном комплексе и высоко активной β -амилазы. Непосредственно наличие β -амилазы было доказано как путем фракционирования по Висману (цит. по Keinkenbergh, 1932) на принципе различной скорости диффузии α - и β -амилазы в плотных крахмально-агаровых студнях, так и по различному их отношению к повышенной температуре и подкислению до pH — 3,3 (Ohlsson, 1930).

Необходимо также отметить существенные отличия α -амилазы *A. oryzae* от α -амилаз другого происхождения. Она значительно более устойчива к подкислению и менее термостабильна. Наиболее интересным ее отличием является несвойственный α -амилазам характер расщепления крахмала с сохранением у продуктов распада положительной иодной реакции. Правда, количество высокомолекулярных хромогенных продуктов распада настолько невелико, что при гидролизе 1—2%-ных растворов крахмала они не обнаруживаются иодной пробой, а в гидролизатах 15%-ных крахмальных клейстеров первоначально явно положительная иодная реакция исчезает после 10—15-кратного разбавления их водой. Это может быть объяснено только тем, что концентрация этих веществ в гидролизатах ничтожно мала и приближается к границе чувствительности иод-крахмальной реакции (0,002% крахмала).

При определенной термической обработке амилазного комплекса *A. oryzae* практически полностью разрушается осахаривающий фактор, ощутимо страдает декстринирующий, но совсем не затрагивается разжижающая способность. На основании этого можно предполагать, что в грибной амилазе есть и третий компонент типа амилофосфатазы, действие которого направлено только на дезагрегирование крахмала за счет разрушения эфирных связей в молекуле амилопектина.

Протесолитические ферменты гриба *A. oryzae* представлены мощной протенназно-пептидазной системой. По нашим данным (Калашников и Лифшиц, 1946), при гидролизе казеина по протенназной активности они в 10—15 раз превосходят протеолитические ферменты солода. По исследованиям Козловского (1957), при действии на белки злаков протенназная активность производственной культуры на пшеничных отрубях в пять, а пептидазная — в восемь раз выше соответствующих видов активности ячменного солода.

После краткой биохимической характеристики плесневого гриба *A. oryzae* необходимо остановиться на некоторых физиологических его особенностях, с учетом которых должен строиться технологический режим при его культивировании в производстве для накопления амилолитических и протеолитических ферментов (Калашников и Лифшиц, 1946; Калашников, Лифшиц, Левинтан и Трайнина, 1954а).

Одним из наиболее существенных условий, определяющих нормальное развитие гриба с проявлением максимальной ферментообразовательной способности, является выбор соответствующей питательной среды для его культивирования. Исследования на синтетических средах дают основания считать, что наиболее благоприятным источником углеродного питания для образования амилолитических ферментов является крахмал. В качестве азотистого питания удовлетворительные результаты дают соли аммония, однако они уступают органическим формам азота в виде аминокислот. Эти данные говорят в пользу применения в производстве естественных питательных сред как более дешевых и к тому же более полно удовлетворяющих требованиям организма в дополнительных биологических факторах.

Из множества обследованных естественных объектов (в полном соответствии с имеющимися литературными данными) наиболее благоприятной для культивирования гриба оказалась питательная среда из пшеничных отрубей.

При этом и к пшеничным отрубям, как показали практика производства и специально проведенные нами исследования, должны предъявляться определенные требования. Основным из них является высокая крахмальность отрубей — не ниже 18—20%. Тощие отруби с высоким вымо-

лом крахмала не обеспечивают надлежащего накопления ферментов как в лабораторных, так и в производственных культурах. При этом дело сводится не только к недостатку крахмала, так как добавки его в соответствующих количествах к тощим отрубям не восстанавливают их полноценности. По содержанию общего азота, азота аминокислот и зольности бедные крахмалом отруби практически не отличаются от хороших высококрахмалистых отрубей. Поэтому их недостаточность в качестве питательной среды для гриба *A. oryzae*, очевидно, следует объяснять удалением при высоком вымоле дополнительных биологических факторов, в частности витаминов. Другое существенное требование к отрубям сводится к крупноте их помола. Плесневой гриб может нормально развиваться во всей толще плотной питательной среды только при широком доступе кислорода воздуха во все зоны. Соответствующая рыхлая структура питательной среды достигается только при использовании не подвергшихся тонкому истиранию крупных отрубей.

Аэрофильность гриба и необходимость, в связи с этим, обеспечения всей массы проращиваемой среды кислородом определяют и предельную высоту ее слоя. Опытным путем установлено, что высота слоя увлажненных отрубей не должна превышать 2,5—3,0 см. Поэтому в производстве в настоящее время выращивание гриба ведется кюветным способом, т. е. в невысоком слое питательной среды, раскладываемой в металлические кюветы с перфорированным дном. Для экономии места в растительной камере кюветы в несколько ярусов устанавливаются на специальные этажерки. Весьма важным фактором, определяющим развитие и физиологическую активность гриба, является также влажность питательной среды и окружающей его атмосферы. В производственных условиях он имеет решающее значение, поэтому на нем необходимо остановиться несколько подробнее. На стадии подготовки маточной культуры, являющейся производственным посевным материалом, основной задачей является получение чистой культуры с обильным спороношением. Этого удается достигнуть созданием в питательной среде из пшеничных отрубей относительно невысокой влажности, порядка 45—46%. На третий день культивирования после накопления грибом мицелиальной массы за счет подачи в термостатную камеру более сухого воздуха влажность питательной среды должна быть понижена до 30—35%. Такой режим влажности приводит к интенсивному спорообразованию и получению хорошего посевного материала. Совершенно другие условия должны создаваться в культуре, предназначенной для накопления ферментов. Ферментообразовательная способность гриба в полной мере может проявляться только при высокой влажности питательной среды. В лабораторных опытах при выращивании в колбах ферментативная активность гриба по мере повышения влажности питательной среды до 70% закономерно возрастает.

Однако в производственных условиях такая высокая влажность оказывается неприемлемой. Она отрицательно сказывается на структуре субстрата, затрудняет аэрирование внутренних слоев питательной среды, задерживает развитие гриба и создает предпосылки к бактериальному инфицированию. Поэтому в производстве оптимальной оказывается исходная влажность питательной среды в пределах 56—58%. По возможности, на таком же уровне необходимо сохранить ее на протяжении всего периода выращивания гриба. В противном случае подсыхание среды приведет к резкому падению активности получаемого ферментного препарата. Это наглядно иллюстрируется наклоном прямой зависимости между осаживающей способностью препарата (О. С.) и сохранением влажности

питательной среды к концу производственного цикла выращивания гриба (рис. 1).

Устранение подсыхания питательной среды в процессе развития гриба является наиболее сложной производственной задачей. Чтобы снизить отдачу влаги и подсыхание питательной среды, необходимо максимально повышать относительную влажность воздуха в камере, где ведется выращивание гриба. Высокая относительная влажность окружающего воздуха, вплоть до 100%-ной, благоприятно сказывается на развитии гриба. Однако положение осложняется тем, что гриб в процессе роста выделяет большое количество физиологического тепла и при значительных массах мицелия, образующегося в производстве, тепловыделение очень

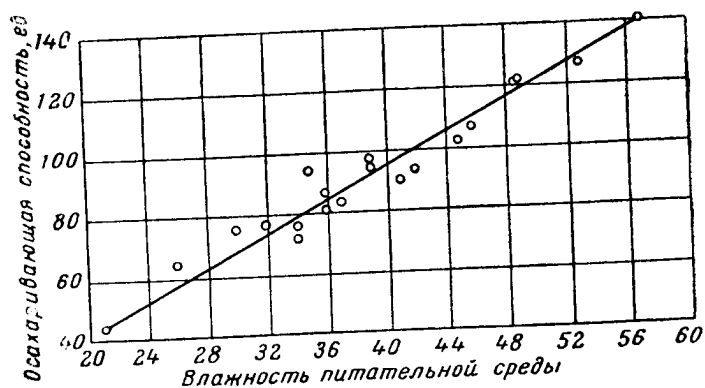


Рис. 1. Зависимость между влажностью среды в конце роста и осаживающей способностью препарата (на воздушно-сухое вещество).

велико. Специальные определения, произведенные в производственных условиях, показали, что в период наиболее бурного роста, примерно на 16-м часе после посева, на каждый килограмм отрубей, загруженных в растительную камеру, выделяется до 80 ккал тепла в час. Кривая тепловыделения 1 кг проращиваемых отрубей на протяжении всего периода культивирования гриба представлена на рис. 2. За весь цикл развития в течение 24 час. с каждого килограмма проращиваемых отрубей от сжигаемого грибом органического вещества выделяется от 600 до 900 ккал тепла.

Аналогичные данные об общем количестве физиологического тепла, выделяемого грибом за весь цикл его развития, были получены и в результате калориметрических определений теплотворной способности исходной питательной среды и полученного из нее ферментного препарата с учетом его выхода. Нормальный выход препарата на сухое вещество в производственных условиях колеблется в пределах 75—80%.

При загрузке в растительную камеру 700 кг отрубей количество выделяющегося тепла в часы максимума достигает 50 000—60 000 ккал в час. Все это тепло должно быть отведено от проращиваемой питательной среды и удалено из растительной камеры, в противном случае повышающаяся температура оказывает губительное действие на развитие гриба.

Удаление такого количества тепла при выращивании гриба кюветным способом без подсушивания питательной среды представляет достаточно сложную техническую задачу. В принятой технологической схеме (Калашников, 1957) она решается продуванием через растительную камеру большого количества кондиционированного по температуре и влажности

и обеспложиванного воздуха. Температура подаваемого воздуха 28—30°. Для сведения к минимуму подсушивания питательной среды относительная влажность его должна быть не ниже 100%. Обеспложивание воздуха достигается пропусканием его через висциново-ватные фильтры.

Несмотря на вентиляцию растительных камер насыщенным влагой воздухом, в производственных условиях все же не удастся полностью устранить подсыхания питательной среды. Проходя над кюветами, воздух подогревается на 2—3°, становится уже не насыщенным влагой и отнимает влагу от более теплой питательной среды. Поэтому она неизбежно подсыхает, а это приводит к тому, что в производственных условиях

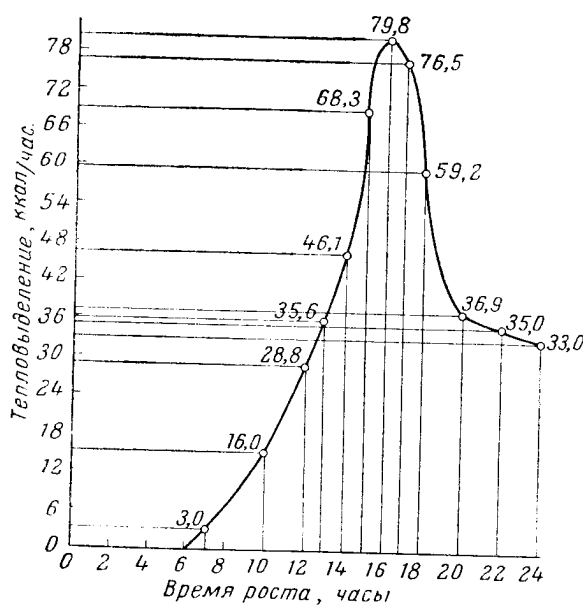


Рис. 2. Тепловыделение в процессе роста гриба (в ккал на 1 кг проращиваемых отрубей в час.)

активность получаемого ферментного препарата, как правило, на 30—50% ниже, чем в лабораторных культурах. В зависимости от используемого штамма гриба она колеблется в пределах 100—140 ед. О. С. Детальное исследование этого вопроса перекрестными опытами в лабораторных и производственных условиях показало, что основной и практически единственной причиной этого является снижение влажности питательной среды.

Помимо отвода избыточного тепла, вентиляция растительных камер необходимо и для обеспечения развивающегося гриба кислородом воздуха и для удаления газообразных продуктов его обмена. Для удовлетворения потребности гриба в кислороде воздухообмен в камере может быть двух-трехкратным в течение часа. Такой же воздухообмен был бы достаточен и для отвода избытка образующейся углекислоты, так как специальными опытами было установлено, что концентрация ее в атмосфере без ущерба развитию гриба и накоплению им ферментов может повышаться до 8% (вес). Необходимость же отвода избыточного тепла при подаче в растительную камеру 30-градусного насыщенного воздуха требует увеличения кратности его обмена до 150—200 в час. Микробиологическая очистка такого большого количества воздуха тоже пред-

ставляет значительные производственные трудности. Поэтому с учетом возможности значительного повышения концентрации углекислоты в воздухе при вентилировании растительных камер используется принцип рециркуляции с промежуточным охлаждением циркулирующего воздуха с добавлением всего 5—6% свежего воздуха и выбросом такого же количества отработанного. Такой способ работы значительно снижает энергетические затраты на подготовку воздуха и во много раз уменьшает его количество, подлежащее микробиологической очистке.

Оптимальной температурой для развития гриба и быстрого накопления им амилолитических ферментов является 30—32°. При этом

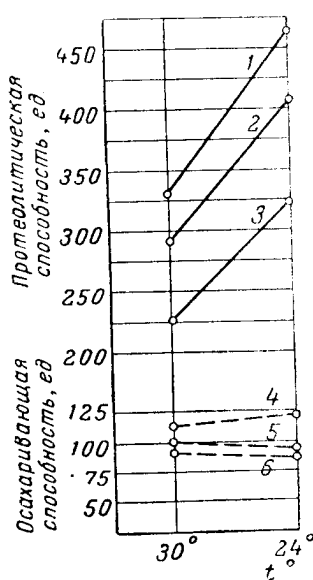


Рис. 3. Влияние температуры на образование амилолитических и протеолитических ферментов:

1 и 4 — шт. № 378; 2 и 6 — шт. № 586; 3 и 5 — шт. № 241.

образуются и протеолитические ферменты, но их активность в случае необходимости может быть значительно повышена. Для этого достаточно во второй стадии культивирования гриба, начиная с 14—15-го часа после посева, снизить температуру выращивания до 22—24°. Как видно на рис. 3, протеолитическая способность препаратов (П. С.) повышается в 1,5—1,6 раза, амилолитическая же (О. С.) — остается на прежнем уровне.

Исследование динамики образования ферментов в культурах гриба *A. oryzae* (Калашников, Лифшиц, Левинтан и Тройнина, 1954б) показало, что длительность выращивания гриба до накопления им максимального количества ферментов в значительной степени определяется условиями его культивирования, в первую очередь, температурным режимом и интенсивностью аэрирования. В лабораторных условиях при выращивании гриба в колбах, без продувания воздуха, при 30° максимум накопления амилолитических ферментов достигается к 30-му часу, в производстве же при снабжении растительных камер воздухом со 100%-ной относительной влажностью — к 24-му часу, причем в доведении культуры до интенсивного спорообразования надобности не возникает.

Протеолитические ферменты образуются в культуре несколько позже и достигают своего максимума только в стадии интенсивного спорообразования. Поэтому при необходимости повышения протеолитической активности препаратов длительность культивирования гриба при 30° должна увеличиваться до 30—36 час., а при 24° — даже до 48 час.

В заключение следует отметить, что кюветный способ выращивания гриба в производстве ферментов имеет ряд существенных недостатков. Основные из них — это большая трудоемкость и практическая невозможность отвода избытка физиологического тепла из растительных камер без частичного подсушивания питательной среды, что снижает активность получаемых ферментных препаратов. Поэтому институт наряду с работами по механизации трудоемких операций в производстве при культивировании гриба кюветным способом ведет систематические исследования по разработке промышленных способов выращивания гриба в высоких слоях плотной питательной среды в растительных аппаратах ящичного и барабанного типов. Принципиальная возможность этого уже установлена. При достаточном аэрировании, периодическом перемешивании про-

растиваемой среды и высоте ее слоя 25—27 см гриб может нормально развиваться с накоплением значительного количества ферментов. На данной стадии исследований задача сводится к аппаратурному оформлению процесса и уточнению технологических режимов производства.

ВЫВОДЫ

Основными условиями, предопределяющими успешность производства амилолитических и протеолитических ферментов при помощи плесневых грибов, являются выбор для этой цели высокоактивного в ферментативном отношении и мало предрасположенного к изменчивости вида и штамма плесневого гриба и создание для него в производстве соответствующих технологических режимов, способствующих образованию и накоплению в производственной культуре необходимых ферментов. На более полно это может быть осуществлено на основе всестороннего изучения биохимических, физиологических и экологических особенностей микроорганизма, предназначенного для использования в производстве.

В созданных и уже работающих в настоящее время производствах по получению амилолитических и протеолитических ферментов в качестве их продуцента используются специально отобранные штаммы плесневого гриба *Aspergillus oryzae*.

Вопреки широко распространенным взглядам амилолитические ферменты *A. oryzae* представлены не только α -амилазой. Наряду с ней в ферментном комплексе содержится весьма активная β -амилаза и, по всей вероятности, амилофосфатаза. По своим свойствам α -амилаза *A. oryzae* существенно отличается от α -амилаз другого происхождения: она более устойчива в кислой среде, менее термостабильна и, несмотря на высокую декстринирующую способность, обладает несвойственным α -амилазам характером расщепления крахмала с сохранением у продуктов гидролиза ясно выраженной положительной иод-крахмальной реакции.

Протеолитические ферменты *A. oryzae* представлены достаточно мощным протеиназно-пептидазным комплексом.

Наиболее важными факторами, определяющими образование ферментов в производственной культуре, помимо активности самого используемого штамма гриба, являются следующие.

1. Состав и физическая структура производственной питательной среды. Наиболее благоприятна питательная среда из крупных, богатых крахмалом пшеничных отрубей.

2. Влажность питательной среды порядка 56—58%. На таком уровне она, по возможности, должна удерживаться на протяжении всего периода выращивания гриба. Падение влажности питательной среды приводит к резкому снижению ферментообразовательной способности гриба.

3. Высокая (100%-ная) относительная влажность воздуха в растительной камере.

4. Широкий доступ кислорода во все зоны плотной, проращиваемой грибом питательной среды.

5. Своевременный и полный отвод из растительной камеры избытка физиологического тепла. За весь цикл своего развития с 1 кг загруженных в растительную камеру отрубей гриб выделяет от 600 до 900 ккал тепла, а в период максимума — до 80 ккал тепла в час с 1 кг отрубей. Для отвода этого тепла растительные камеры должны подвергаться интенсивному вентилированию кондиционированным по температуре и влажности обеспложенным воздухом.

6. Оптимальной для накопления амилолитических ферментов является температура 30—32°; при более низкой температуре, порядка 22—24°,

протеолитическая активность культуры повышается в полтора-два раза; амилолитическая активность остается при этом на прежнем уровне.

7. Для преимущественного накопления амилолитических ферментов при температуре 30—32°, интенсивном аэрировании и высокой относительной влажности воздуха длительность культивирования гриба в производстве может не превышать 24 час. Для получения ферментных препаратов с повышенной протеолитической активностью длительность культивирования гриба при понижении температуры до 22—24° должна увеличиваться до 36 и даже до 48 час.

8. Необходимо предохранение производственной культуры гриба от инфицирования посторонней микрофлорой.

ЛИТЕРАТУРА

- Калашников Е. Я., Лифшиц Д. Б. Амилолитические и протеолитические ферментные препараты из плесневых грибов. Консультации по пищевой промышленности, 1946, вып. 1 (26), стр. 22. Харьков, изд. УНИИПП.
- Калашников Е. Я., Лифшиц Д. Б. Исследования по применению ферментных препаратов из плесневого гриба *A. oryzae* при затирании. Консультации по пищевой промышленности, 1949а, вып. 3(28), стр. 46. Харьков, изд. УНИИПП.
- Калашников Е. Я., Лифшиц Д. Б. Производство пива с применением ферментных препаратов при значительной замене солода несоложенным ячменем. Консультации по пищевой промышленности, 1949б, вып. 3(28), стр. 54. Харьков, изд. УНИИПП.
- Калашников Е. Я., Лифшиц Д. Б. Заводские варки пива с применением ферментных препаратов при замене 50% солода несоложенным ячменем. Консультации по пищевой промышленности, 1949в, вып. 4(29), стр. 27. Харьков, изд. УНИИПП.
- Калашников Е. Я., Лифшиц Д. Б., Левинтан Б. М. и Трайнина Т. И. Влияние условий выращивания на образование амилолитических и протеолитических ферментов плесневым грибом *A. oryzae*. Труды Украинского н. и. института пищевой промышленности, 1954а, Пищепромиздат, вып. 1, стр. 3.
- Калашников Е. Я., Лифшиц Д. Б., Левинтан Б. М. и Трайнина Т. И. Динамика образования амилолитических и протеолитических ферментов в культурах плесневого гриба *A. oryzae*. Труды Украинского н. и. института пищевой промышленности. Пищепромиздат, 1954б, вып. 1, стр. 13.
- Калашников Е. Я., Лифшиц Д. Б., Михайловская Б. Ц. и Трайнина Т. И. Применение ферментного препарата и повышенного количества несоложенного сырья в пивоваренной промышленности. Материалы технической информации, 1957, вып. 4, стр. 5. Харьков, изд. УНИИПП.
- Калашников Е. Я. Производство и применение ферментных препаратов в пищевой промышленности. Вопросы биохимии в пищевой промышленности, 1951, стр. 10. изд-во АН УССР. Киев.
- Калашников Е. Я. Производство ферментных препаратов плесневого гриба *Аспергиллюс* оризе. Материалы технической информации, 1957, вып. 4, стр. 57. Харьков, изд. УНИИПП.
- Козловский Г. И. Действие протеолитических ферментов *Аспергиллюс* оризе на белки несоложенного сырья при затирании. Материалы технической информации, 1957, вып. 4, стр. 49. Харьков, изд. УНИИПП.
- Левин М. С. О некоторых особенностях амилазы *A. oryzae*. Консультации по пищевой промышленности, 1949а, вып. 3 (28), стр. 67. Харьков, изд. УНИИПП.
- Левин М. С. Клейстеризация крахмальных суспензий высокой концентрации. Консультации по пищевой промышленности, 1949б, вып. 4 (29), стр. 9. Харьков, изд. УНИИПП.
- Левин М. С. Разжижение крахмальных клейстеров плесневой амилазой. Консультации по пищевой промышленности, 1951а, вып. 5(30), стр. 17. Харьков, изд. УНИИПП.
- Левин М. С. Производство мальтозных продуктов с применением плесневой амилазы. Вопросы биохимии в пищевой промышленности, 1951б, стр. 21, изд-во АН УССР. Киев.
- Левин М. С. Осахаривание концентрированного крахмального клейстера амилазой *A. oryzae*. Труды Украинского н. и. института пищевой промышленности, вып. 1, стр. 18. Пищепромиздат.

- Лохвицкая М. Ф. Изменчивость плесневого гриба *A. oryzae*, применяемого в производстве ферментных препаратов. Дисс., Харьков.
- Татаренко Е. С. Методы предотвращения дегенерации плесневых грибов, применяемых в пищевой промышленности. Консультации по пищевой промышленности, вып. 4 (29), стр. 43, Харьков, изд. УНИИПП.
- Эпштейн Р. Б. Ферментативное осветление плодово-ягодных соков. Изд. УНИИПП, Харьков.
- Ohlsson E. Ueber die beiden Komponenten der Malzdiastase besonders mit Rücksicht auf die Mutarotation der bei der Hydrolise der Stärke Producte. Zeitsch. phys. Chem. Bd. 189, p. 17, 1930.
- Sandstedt R., Kneen E., and Blish M. A standardized Wohlgemuth procedure for alpha-amylase activity. Cereal. Chem., v. 16, p. 712, 1939.
- Van Keikenberg G. Über die spezifität der Amylasen. Zeitschr. physiol. Chem., Bd. 209, p. 253, 1932.

Р. В. Фениксова и Е. А. Двадцатова

АМИЛОЛИТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ *ASPERGILLUS ORYZAE* ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ НА ИСКУССТВЕННЫХ СРЕДАХ

(Всесоюзный научно-исследовательский институт
спиртовой промышленности, Москва)

До настоящего времени получение концентрированных препаратов ферментов производилось главным образом из культур и микроорганизмов, выращенных поверхностным методом на твердых естественных средах. Преимущество поверхностного метода культивирования прежде всего заключается в том, что водные экстракты из поверхностной культуры обладают значительно более высокой активностью ферментов по сравнению с ферментами глубинных культур. Например, активность амилазы в культуре гриба *A. oryzae* на пшеничных отрубях составляет 40—50 ед. на 1 г. сухого веса, в то время как в глубинной культуре гриба на той же самой среде (20%-ный отвар из отрубей) такое количество амилазы содержится в 100 мл культуральной жидкости (т. е. в 8—10 г сухих веществ). Несмотря на эти резкие различия в активности ферментов, за последнее время проводились опыты по выделению препаратов ферментов из глубинных культур грибов (Underkofler a. Roy, 1951).

Исследования глубинного процесса выращивания ведутся в направлении повышения биосинтеза ферментов путем подбора питательных сред и применения более активных штаммов грибов.

При изучении влияния различных источников азота на рост и образование амилазы в глубинной культуре гриба *A. oryzae* (153) было установлено, что на среде Чапека с сернистым аммонием наблюдается усиление активности фермента и полное выделение его в окружающую среду. Иная картина была отмечена при выращивании гриба на среде с окислением формой азота (нитрат натрия). В этом случае амилаза, как правило, локализуется в мицелии гриба (Смирнова, 1956 а и б). Наши предварительные экспериментальные данные по выделению концентрированных препаратов амилазы из глубинной культуры гриба на синтетической среде с сернистым аммонием не дали положительных результатов. При осаждении амилазы из культуральной жидкости спиртом наблюдалось едва заметное образование осадка, активность которого только в некоторых случаях достигала 100 ед. на 1 г сухого препарата, в то время как из поверхностных культур этого гриба могут быть выделены препараты амилазы с активностью до 3000 ед/г и выше.

В связи с этим перед нами возникла задача повышения концентрации ферментов в глубинной культуре, с тем чтобы можно было получать активные препараты амилазы. Для повышения активности амилазы в культуре гриба мы применили солодовые ростки, которые вносились в синтетическую среду в виде 10%-ного водного экстракта.

МЕТОДИКА

Работа проводилась с культурой гриба *A. oryzae* (153). Гриб выращивался на синтетической среде следующего состава (в %): источник углерода — 6 или 2¹, источник азота — 0,15 (по азоту); хлористый калий — 0,05; сернокислый магний — 0,05; фосфорнокислый калий — 0,1; сернокислое железо — 0,001; мел (для среды с $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) — 1; 10%-ный солодовый экстракт — 10 мл; pH среды — 6,8—7,1.

Засев питательной среды производился суспензией конидий (150 000—200 000 на 1 мл). Гриб выращивался в колбах Эрленмейера, содержащих 100 мл питательного субстрата, в течение трех суток на качалке, делающей 160 об/мин.

После 3-суточного роста при 30° в мицелии и культуральной жидкости, полученной путём отделения мицелия, определялась активность амилазы.

Амилолитическая активность определялась по методу, разработанному Климовским и Родзевич (Климовский, 1950) для солода и уточненному для плесневых грибов в лаборатории ферментных препаратов ВНИИСП.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Влияние вытяжки из солодовых ростков на рост и образование амилазы грибом *Asp. oryzae* (153)

Известно, что среды, содержащие солодовый экстракт, вполне пригодны для культивирования плесневых грибов. Добавление солодового экстракта к средам повышает урожай микроорганизмов и сокращает срок роста бактерий. Поскольку солодовые экстракты обладают таким биогенным действием на микроорганизмы, то представлялось интересным более детально изучить влияние вытяжки из солодовых ростков на образование амилазы при выращивании гриба *A. oryzae* (153) на среде Чапека с сернокислым аммонием (табл. 1).

Как видно из данных табл. 1, прибавление 10%-ной вытяжки из солодовых ростков в различных количествах к среде Чапека с сернокислым аммонием повышает образование амилазы примерно в два раза. Следует отметить, что прибавление вытяжки из солодовых ростков увеличивает только способность гриба к образованию амилазы и очень слабо стимулирует рост гриба, вследствие чего повышается продуцирующая способность 1 г мицелия.

Положительные результаты, полученные при культивировании гриба на среде с сернокислым аммонием и экстрактом из солодовых ростков, привело нас к постановке аналогичных опытов по выращиванию аспергилла на нитратах. В этой серии опытов предстояло выяснить роль прибавляемого экстракта на образование и локализацию амилазы в культуре *A. oryzae* (153) с нитратом натрия.

Уже первые опыты показали, что накопление биомассы и, особенно, образование амилазы на среде с экстрактом из солодовых ростков значительно увеличивается (табл. 2).

Добавление 10 мл вытяжки из солодовых ростков очень резко повышает количество амилазы в культуральной жидкости. В то же время содержание амилазы в мицелии почти не изменяется. Полученные результаты приводят к мысли о том, что экстракт из солодовых ростков активирует образование той амилазы, которая содержится в культуральной

¹ На среде с $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ опыты проводились с 2% крахмала (Тихомирова, 1958); на среде с NaNO_3 — с 6% крахмала.

Таблица 1

Влияние вытяжки из солодовых ростков на образование
амилазы грибом *A. oryzae* (153)

Добавлено 10 %-ной вод- ной вытяжки из солодовых ростков, мл 100 мл	Сухой вес мицелия, г	Активность амилазы		pH среды
		ед./100 мл среды	ед. в пересчете на 1 г сухого мицелия	
0,25	1,56	94,5	60,4	7,9
0,25	1,31	99,0	75,5	8,0
0,50	1,27	94,5	74,0	8,2
0,50	1,40	94,5	67,5	8,2
1,00	1,50	85,5	57,0	8,0
1,00	1,40	80,0	61,0	8,5
2,50	1,29	99,0	76,1	8,4
2,50	1,74	99,0	56,6	8,3
5,00	1,46	112,0	76,7	8,3
5,00	1,19	130,0	109,0	8,1
10,00	1,43	112,5	78,0	7,8
10,00	1,50	90,0	60,0	8,4
20,00	1,34	99,0	51,4	7,3
20,00	1,88	91,2	48,5	8,0
(Контроль без экстрак- та)	1,23	55,0	44,0	8,0

Таблица 2

Образование амилазы на среде с нитратом натрия с экстрактом из
солодовых ростков

Питательная среда	Сухой вес мицелия, г	Амилолитическая актив- ность, ед. А. С.		pH среды
		на 100 мл среды	на 1 г сухого мицелия	
Среда Чапека (контроль)	0,75	10,00	48,0	7,1
	0,81	31,00	55,2	7,2
	0,98	25,0	48,0	6,9
Среда Чапека + 10 мл 10%-ного солодового экстракта	1,48	280,1	53,6	8,0
	1,38	260,0	48,4	8,4
	1,07	200,0	48,0	7,9
	1,30	200,6	59,1	8,3

жидкости или более легко переходит из клеток мицелия в окружающую среду. Вопрос о том, существуют ли различия в природе и свойствах фермента, остающегося в мицелии и переходящего в культуральную жидкость и активируемого экстрактом из ростков солода, еще не выяснен окончательно. Тем не менее, вполне возможно допустить, что здесь могут образовываться два типа амилазы, различающиеся по растворимости, молекулярному весу и другим свойствам. Один из них может быть свя-

зан более прочно с белками протоплазмы, и по этой причине его переход в культуральную жидкость может быть более затруднен. Проводимые нами в настоящее время опыты по выделению и идентификации амилазы из культуральной жидкости и из мицелия помогут проверить высказанное предположение.

При выращивании на среде с нитратом нам необходимо было выяснить не только факт увеличения активности амилазы в культуральной жидкости, но также установить оптимальное количество прибавляемой вытяжки из солодовых ростков. Для этого был поставлен опыт, в котором изучалось влияние различной концентрации вытяжки из солодовых ростков на образование амилазы (табл. 3).

Количество вытяжки от 10 до 20 мл в одинаковой мере стимулирует образование амилазы; уменьшение же ее до 5 мл приводит к явному снижению выхода амилазы.

При добавлении 0,5 мл вытяжки и меньше наблюдается резкое падение активности амилазы.

Сравнивая биогенную роль солодовых ростков на среде с сернокислым аммо-

нием и на среде с окисленной формой азота, необходимо отметить, что на среде с сульфатом активирование амилазы происходит и с малыми дозами вытяжки. В этом случае достаточно прибавления 0,25 мл вытяжки, чтобы увеличить активность фермента. Другая картина наблюдается на среде с нитратом натрия. Для максимального повышения амилолитической активности необходимо прибавлять не менее 10 мл 10%-ной вытяжки из солодовых ростков. Это явление можно объяснить только тем, что, очевидно, характер действия вытяжки на средах с окисленной формой азота несколько иной, чем на средах с восстановленной формой. Подтверждением этого предположения могут служить работы Стайнберга (Steinberg, 1939), который показал, что для обеспечения максимального роста гриба на средах с нитратным азотом требуется большее число микроэлементов (в частности молибдена), чем на средах, содержащих аммонийную форму азота. Возможно, что в нашем случае солодовые ростки и являются биологическим фактором, содержащим все необходимые элементы, особенно молибден, которые играют большую роль в ферментативном восстановлении нитратов.

2. Динамика образования амилазы грибом *Asp. oryzae* (153) на среде с сернокислым аммонием и на среде с азотнокислым натрием

При выращивании грибов в глубинных условиях очень важным вопросом является определение срока выращивания культуры и оптимального накопления амилазы. По данным Смирновой (1954), наиболее

Таблица 3
Изменение активности амилазы при выращивании на среде с нитратом и с различным количеством экстракта из солодовых ростков

Количество солодового экстракта, мл/100 мл	Активность амилазы из 100 мл культуральной жидкости	Сухой вес мицелия, г	pH среды
20	240,0	1,12	8,0
20	240,0	1,20	8,1
10	260,0	1,30	7,9
10	260,0	1,31	7,8
5	184,0	1,41	8,0
0,5	12,0	0,98	7,7
0,5	12,0	1,15	7,9
3 капли . .	10,9	1,08	7,1
То же . . .	10,0	1,08	8,0
Контроль .	10,6	1,12	7,8

интенсивное образование амилазы у гриба *A. niger* наблюдается на вторые сутки. Чтобы определить срок выращивания гриба на синтетической среде с солодовым экстрактом, мы проследили динамику образования амилазы в процессе роста гриба и потребления им крахмала и азота на среде с сернокислым аммонием и с экстрактом из солодовых ростков и на среде с нитратом натрия с солодовыми ростками (табл. 4 и 5).

Таблица 4

Динамика образования амилазы на среде с сернокислым аммонием
(средние данные из двух-трех повторностей)

Возраст культуры, сутки	Сухой вес мицелия, г	Амилолитическая активность, ед. А. С.		Количество непотребленных углеводов и азота, г/100 мл		pH среды
		на 100 мл среды	на 1 г сухого мицелия	сахара после гидролиза	азота	
2	0,90	53,0	58,3	0,51	0,1236	7,8
3	0,90	120,0	133,0	Следы	0,082	7,9
4	0,95	106,5	111,0	"	0,009	8,0
5	1,52	90,0	90,0	"	Следы	8,0
6	1,56	150,0	96,8	"	"	8,5

Таблица 5

Рост, потребление крахмала и накопление амилазы *A. oryzae* (153) на среде с нитратом

Время выращивания, сутки	Биомасса сухого вещества, г		Амилолитическая активность, ед. А. С.				Количество непотребленного сахара, %		pH среды	
	без вытяжки из солодовых ростков	с вытяжкой	на 100 мл среды		на 1 г сухого мицелия		без вытяжки из солодовых ростков	с вытяжкой	без вытяжки из солодовых ростков	с вытяжкой
			без вытяжки	с вытяжкой	без вытяжки	с вытяжкой				
1-е	0,0	0,545	Следы	18,0	Следы	33,0	6,00	2,360	7,9	8,1
2-е	0,510	1,185	8,0	150,1	15,0	126,0	2,10	1,060	7,8	8,3
3-е	0,950	1,481	6,0	225,2	6,2	152,0	1,19	0,093	7,9	7,9
4-е	0,810	1,382	6,0	225,1	7,3	162,0	0,59	0,139	7,6	8,6
5-е	0,980	1,072	Следы	195,0	Следы	181,9	0,49	0,218	7,8	8,1
6-е	1,380	1,020	15,0	152,0	14,6	110,1	0,12	0,124	7,7	8,3

Активность амилазы, как на среде с восстановленной формой азота, так и на среде с окисленной формой достигает своего максимума на третьи сутки. К этому моменту при начальном содержании крахмала 2% — среда с $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — сахар в среде полностью потреблен, а азот потребляется примерно на 50%. На среде с 6% крахмала и нитратом натрия источник углерода также почти полностью потребляется в течение трех суток. Кроме того, следует отметить несколько более быстрый рост гриба на среде с экстрактом из солодовых ростков. Биомасса на этой среде достигает своего максимума также на третьи сутки, после чего вес мицелия несколько снижается, что, очевидно, связано с интенсивным автолизом мицелия в этот период.

Таким образом, сопоставление наших результатов по определению выходов амилазы при выращивании на средах с нитратом натрия и сульфатом аммония дает полное основание для рекомендации синтетической среды с азотнокислым натрием и экстрактом из солодовых ростков для получения максимального выхода амилазы. Полученное в опытах повышение концентрации амилазы в глубинной культуре гриба имеет решающее значение для последующего выделения препаратов амилазы из глубинных культур.

ВЫВОДЫ

1. Оптимальной средой для роста и образования амилазы грибом *A. oryzae* (153) в условиях глубинного выращивания является среда с азотнокислым натрием, 6% крахмала и экстрактом из солодовых ростков.

2. Вытяжка из солодовых ростков, прибавляемая к среде с нитратом натрия, оказывает стимулирующее действие на образование амилазы грибом *A. oryzae* (153).

Амилолитическая активность при выращивании этого гриба достигает 225—250 ед. А. С. на 100 мл среды.

3. Максимальное образование амилазы при засеве среды конидиями наблюдается к концу третьих суток. К этому времени гриб потребляет все углеводы и около 50% азота.

4. Питательную среду с 6% крахмала, нитратом натрия и 10 мл 10%-ной водной вытяжки из солодовых ростков мы рекомендуем для получения концентрированных препаратов амилазы при выращивании *A. oryzae* (153) и других видов аспергиллов в глубинных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Климовский Д. Н. Технология спиртового производства. М., 1950.
 Смирнова А. П. Возрастные изменения грибов *Asp. niger* при глубинном выращивании. Тр. ВНИИСП, № 82, 1954.
 Смирнова Л. С. Влияние окисленной и восстановленной формы азота в среде на выделение амилазы из мицелия *Asp. oryzae*. Микробиология, т. XXV, вып. 4, 1956а.
 Смирнова Л. С. Влияние фосфорнокислых солей на активность и содержание в мицелии амилолитических ферментов у *Asp. oryzae*. Микробиология, т. XXV, вып. 5, 1956б.
 Тихомирова А. С. Концентрация крахмала в среде и образование амилазы у *Asp. oryzae*. Микробиология, том XXVII, вып. 2, 244, 1958.
 Underkofler L. a. Roy D. Crystallization of fungal alpha-amylase and limit-dextrinase. Cer. Chem., 1951, 28, 18.
 Steinberg R. Effect of Nitrogen Compounds and Trace Elements on Growth of *Asp. niger*. J. Agr. Res., 1939, 59, 731.

В. В. Вяткин

ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ МАГНИЯ НА ФЕРМЕНТАТИВНУЮ АКТИВНОСТЬ ГЛУБИННОЙ КУЛЬТУРЫ *ASPERGILLUS NIGER*

(Всесоюзный научно-исследовательский институт
спиртовой и ликерно-водочной промышленности)

Ранее было установлено (Вяткин, 1954), что подщелачивание барды оказывает благоприятное действие на накопление ферментов грибом *A. niger* при глубинном выращивании. Подщелачивание осуществлялось мелом или известью при pH от 4,2—4,3 до 5,0—5,2. В процессе роста гриба величина pH субстрата возрастала до 5,5, т. е. до уровня, благоприятного для накопления амилолитических ферментов. Ввиду того, что в литературе (Костычев, 1947) говорится о бесполезности кальция для плесневых грибов, он был заменен магнием, который считается обязательным компонентом всех питательных сред, применяемых для плесневых грибов, так как роль его в биологических процессах многообразна. Магний является одним из компонентов коэнзима процесса брожения и гликолиза. Вебстер (Webster, 1955) сообщает о коэнзимной роли магния в синтезе аспарагина.

Исследованиями Сент-Джорджи (1947) установлена и другая, не менее важная роль магния в биологических процессах — он регулирует процесс перемещения воды в живых организмах.

Сотников (1934а и б), исследуя условия образования лимонной кислоты активным штаммом *A. niger*, обнаружил исключительную роль азотно-кислого магния. Роль магния, выражающаяся в интенсификации процесса образования грибом лимонной кислоты из сахарозы, наблюдается только в период усвоения окисленного азота, связанного с катионом магния.

Опыты по применению магния при глубинном выращивании *A. niger* проводились в лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института спиртовой промышленности. Выращивание гриба велось в течение 64 час. в стеклянных колбах на лабораторной качалке с числом оборотов 140—160 в минуту при 30—32°. Основным питательным субстратом служила ржаная барда после удаления из нее крупных частиц.

Исходная барда содержала 3% растворимых и 1,5% взвешенных веществ. При ее концентрировании количество сухих веществ соответственно повышалось. На 100 мл барды вносилось по 0,25 г солей магния или кальция.

Дополнительным питанием в ряде опытов служила ржаная мука.

В качестве посевного материала применялась суспензия конидий *A. niger*. Посевной материал выращивался поверхностным методом в колбах на пшеничных отрубях.

В глубинной культуре определялись амилалитические ферменты (Климовский и Родзевич, 1952), которые выражались в условных единицах.

Единицы амилалитической способности (А. С.) соответствуют тому количеству ферментов, которые находятся в 100 мл культуральной жидкости и превращают 1 г крахмала в неокрашиваемые йодом декстрины за 1 час при 30°.

Декстринолитическая способность (Д. С.) выражается в миллиграммах мальтозы, образующейся при осахаривании декстринов 100 мл культуры за 1 час при 30°.

Мальтазная способность (М. С.) определяется по гидролизу 1%-ного раствора мальтозы и выражается в миллиграммах глюкозы, образующейся при гидролизе мальтозы 100 мл культуры за 1 час при 30°.

Заторы на брожение готовились клейстеризацией 25 г ржаной муки, содержащей 58% крахмала, в 100 мл воды. Культура гриба для осахаривания вносилась в различных процентных соотношениях к количеству затора. Дрожжи использовались отмытые от суслу. Брожение велось с применением антисептика.

В табл. 1 приведены данные по влиянию углекислого магния на активность амилалитических ферментов гриба.

Материалы опытов указывают на то, что замена кальция магнием оказывает влияние на накопление биомассы гриба, а также на декстринолитическую способность культуры. В среднем показатель декстринолитической активности повышается на 50% по сравнению с активностью при нейтрализации барды углекислым кальцием.

Амилалитическая активность также меняется. Однако в тех случаях, когда pH культуральной жидкости не понижается в процессе выращивания, не обнаруживается и понижения амилалитической активности.

Чтобы проверить влияние магния на пригодность получаемой культуры для гидролиза крахмала, мы применили способ пробного сбраживания (табл. 2).

Данные табл. 2 показывают, что замена кальция магнием, повышая декстринолитическую активность гриба даже при одновременном резком снижении амилалитической активности, не только не ухудшает способности культуры осахаривать крахмал в заторе, но и приводит в конце процесса к увеличению количества выделившейся углекислоты и образовавшегося спирта. Иначе говоря, замена кальция на магний позволяет уменьшить расход глубинной культуры на 40%.

Низкая амилалитическая активность при наличии высокой декстринолитической активности в культуре, выращенной с магнием, не влияет на конечную полноту осахаривания крахмала, но обуславливает более медленный ход брожения в первые 17 час. процесса.

Внесение Mg в среду сопровождается ее подкислением в процессе культивирования, и потому амилалитическая активность гриба в присутствии Mg снижается.

Для демонстрации возможности сохранения благоприятного влияния магния на повышение амилалитической активности при устранении подкисления нами были проведены опыты выращивания гриба при добавлении в субстрат физиологически щелочной соли (была взята сегнетова соль).

Полученные данные показали, что совместное применение физиологически щелочной соли и магния, устраняя подкисляющий эффект магния, благоприятствует повышению амилалитической способности, не снижая благоприятного влияния магния на декстринолитическую активность.

Таблица 1

Влияние солей кальция и магния на ферментативную активность глубинной культуры *A. niger*

Содержание растворимых веществ в барде, %	Мука, % к барде	Нейтрализующее вещество	pH		А. С.		Д. С.		Количество мицелия, г на 100 мл среды
			начальное	конечное	ед.	%	ед.	%	
3	—	CaCO ₃	5,0	5,8	18	100	430	100	2,75
		MgCO ₃	5,0	4,8	4	22	695	160	2,50
3	—	CaCO ₃	5,0	5,5	5,2	100	430	100	3,50
		MgCO ₃	5,2	5,0	3,7	70	695	140	2,82
5	—	CaCO ₃	5,0	5,9	18	100	535	100	3,34
		MgCO ₃	5,0	5,4	17	95	650	120	3,00
5	—	CaCO ₃	5,0	5,6	10	100	328	100	3,22
		MgCO ₃	5,0	5,4	14	140	580	180	3,05
3	2	CaCO ₃	5,2	5,4	20	100	630	100	4,15
		MgCO ₃	5,8	4,5	4	20	1060	168	3,35
3	2	CaCO ₃	5,1	5,6	40	100	785	100	3,17
		MgCO ₃	6,7	4,4	6,6	16	1240	160	2,97
5	2	CaCO ₃	5,3	5,5	34	100	630	100	4,05
		MgCO ₃	5,7	4,8	34	100	1072	170	3,98
5	2	CaCO ₃	5,0	5,2	24	100	695	100	3,85
		MgCO ₃	5,2	5,0	40	160	945	136	3,65
6	2	CaCO ₃	5,1	5,7	15	100	675	100	5,08
		MgCO ₃	5,7	4,8	40	260	1060	157	4,70

Таблица 2

Динамика брожения и выход спирта при осахаривании заторов глубинной культурой *A. niger*, выращенной с кальцием и магнием
(затор 25 г муки+100 мл воды)

Нейтрали- зующее вещество	А. С., ед.	Д. С., ед.	Количес- тво культу- ры, % к затору	Выделено CO ₂ , г/час					Количес- тво спирта, г на 25 г муки
				Возраст культуры, часы					
				16	24	70	48	64	
CaCO ₃	20	630	15	4,3	5,05	6,15	6,3	6,5	6,79
CaCO ₃	20	630	10	4,5	5,0	5,9	6,1	6,3	6,58
MgCO ₃	4	1060	15	4,35	5,7	6,6	6,65	6,75	7,02
MgCO ₃	4	1060	10	3,25	4,35	6,15	6,3	6,55	6,79

В дальнейшем были проведены опыты выращивания гриба на концентрированной барде. Концентрация растворимых веществ была поднята до 6%, а нерастворимых — до 3%, т. е. увеличена вдвое по сравнению с обычной. Для обеспечения гриба источником углерода было добавлено 2% муки. Углекислый магний вносился в количестве 0,25%. Выращивание гриба на таком субстрате в двух повторных опытах дало культуру в первом опыте с амилалитической активностью 60 ед. и с декстринолитической активностью 1000 ед. В повторном опыте показатель амилалитической активности был равен 40 ед., а показатель декстринолитической активности — 1060 ед. В контроле с углекислым кальцием показатель первой был равен 15 ед., а показатель второй — 675 ед. Конечная величина pH в культуре с магнием составила 5,4, а с кальцием — 5,6.

Культура гриба, выращенная на концентрированной барде с мукой и магнием, применялась в пробном сбраживании. Для сравнения заторы осахаривались культурой гриба с такой же декстринолитической активностью, но амилалитическая активность была в десять раз слабее. Полученные данные представлены в табл. 3.

Таблица 3

Ход брожения мучного затора при осахаривании культурой гриба с различной амилалитической и декстринолитической активностью (затор 25 г муки + 100 мл воды)

Количество культуры, % к затору	А. С., ед.	Д. С., ед.	Выделено CO ₂ , г/час				Количество спирта	
			Возраст культуры, часы				г на 25 г муки	% к теоретическому выходу
			16	24	40	64		
12	1	265	4,35	5,7	6,6	6,75	7,02	93
9	12	118	5,1	5,95	6,5	6,75	7,0	93
6	9	148	4,75	5,65	6,25	6,5	6,75	92
6	0,6	159	3,25	4,55	6,15	6,55	6,79	92
6	6	99	4,3	5,3	6,2	6,45	6,5	91

Как видно из материалов таблицы, культура с разной амилалитической активностью, судя по выходу спирта, не оказывает влияния на полноту осахаривания крахмала. Для обеспечения высокой полноты выбраживания декстринолитического фермента должно быть дано не менее 150 ед. на 25 г муки.

Задача второго этапа исследований сводилась к подысканию такого источника магния, применение которого было бы экономически доступным для производства. В связи с этим были испытаны доломит и магнезит.

Доломит оказался непригодным из-за преобладающего содержания в нем кальция над магнием.

Применение магнезита дало благоприятные результаты (табл. 4).

Материалы, приведенные в табл. 4, свидетельствуют о возможности замены углекислого магния на магнезит, так как в этом случае сохраняется благоприятное действие магния на ферментативную активность.

В барде, упаренной с 4% растворимых веществ до 6%, магний увеличивает не только декстринолитическую, но и амилалитическую активность культуры гриба.

Стимулирующее действие магния на накопление декстринолитического и мальтозорасщепляющего ферментов грибом *A. niger*, как уже говорилось, проявляется независимо от pH среды. Для большей наглядности приводятся материалы опыта, в котором активная кислотность поддержи-

Таблица 4

Влияние магнезита на ферментативную активность глубинной культуры гриба *A. niger*
(барда с 4% растворимых веществ)

Дополнительное питание	Нейтрализующее вещество, г	Конечное pH	Количество миделя, г на 100 мл среды	А. С., ед.	Д. С., ед.	Д. С., %
2 г муки	—	5,5	3,12	10	490	100
	0,25 CaCO ₃ . .	5,9	3,22	17	515	105
	0,25 MgCO ₃ . .	5,9	3,17	20	795	162
	0,3 магнезита .	5,85	3,2	20	830	169
2 г муки	—	5,3	3,3	20	560	100
	0,25 CaCO ₃ . .	6,1	3,8	30	650	116
	0,25 MgCO ₃ . .	5,8	3,3	30	765	136
	0,3 магнезита .	5,7	3,3	40	810	146
15 % картофельной массы	0,25 "	5,4	3,65	48	990	177
2 г муки	—	4,6	3,02	12	445	100
	0,25 CaCO ₃ . .	5,3	3,17	24	720	160
	0,25 MgCO ₃ . .	5,2	2,87	40	945	212
	0,3 магнезита .	5,0	2,9	40	1015	228
3 г крахмала	—	4,6	2,55	6	675	100
	0,3 магнезита .	5,4	2,7	27	855	126
	0,3 MgCO ₃ . .	4,6	3,05	30	1036	150
3 г крахмала	—	4,3	2,61	7,3	580	100
	0,15 магнезита .	4,7	2,78	6,8	980	170
	0,25 "	4,2	2,63	11,3	1250	214
20 % сусла	—	4,2	4,9	15	1072	—
	—	4,7	4,7	24	1400	—
	0,25 MgCO ₃ . .	4,85	4,85	15	1460	—
	То же	6,8	5,2	80	1700	—

валась при помощи HCl и NH₄Cl на высоком уровне (pH=4,0) на протяжении всего процесса выращивания (табл. 5).

Полученные результаты указывают на то, что независимо от pH культуральной жидкости магнезит повышает декстринолитическую и мальтазную активность глубинной культуры гриба.

Благоприятное влияние магния на ферментативную активность глубинной культуры гриба *A. niger* побудило нас испытать другие металлы (результаты применения кальция приведены выше).

Предполагая, что действие магния в какой-то мере связано с комплексобразующей способностью этого металла, в опыты были включены другие металлы, характеризующиеся высокой способностью комплексобразования, — цинк, кобальт и висмут.

Наблюдения показали, что магний не может быть заменен указанными металлами (табл. 6).

Действие магния специфично в отношении применяемого вида гриба. Оно проявляется на различных штаммах *A. niger*, но не обнаружено в

Таблица 5

Влияние магния на ферментативную активность глубинной культуры *A. niger* в зависимости от pH субстрата

Добавлено к барде, %	pH		А. С., ед.	Д. С., ед.	М. С., ед.
	нач.	конеч.			
4 г муки	4,4	4,8	17	850	100
0,25 MgCO ₃	6,8	5,2	25	1400	250
0,05 NH ₄ Cl+HCl*	4,1	4,1	26	765	112
0,15 MgCO ₃ +0,05NH ₄ Cl+HCl	4,1	4,1	13	1500	261

* HCl добавлялась в количествах, необходимых для установления pH=4,1.

Таблица 6

Влияние некоторых металлов на ферментативную активность глубинной культуры *A. niger*

Добавлено к барде, %	А. С.	Д. С.	М. С.
	в единицах		
2,0 муки	5	650	112
0,25 MgO	40	900	206
0,05 CaO	40	675	175
2,0 муки	5,3	855	185
0,25 MgO	5,3	1100	313
0,25 ZnO	4,8	765	133
2,0 муки	8	765	101
0,25 MgO	30	1100	175
0,05 CaO	—	675	112
0,26 Bi (NO ₃) ₂	—	675	59

случае выращивания на этих субстратах *A. oryzae*, что следует из материалов, приведенных в табл. 7.

Таблица 7

Влияние магния на ферментативную активность глубинных культур *Aspergillus niger* и *Aspergillus oryzae*

Гриб	Добавлено к барде, %	pH		А. С.	Д. С.	М. С.
		начальное	конечное			
<i>A. niger</i>	4,0 муки + 0,5 NH ₄ Cl + HCl	4,1	4,1	2,6	765	112
То же	4,0 муки + 0,15 MgO + 0,5 NH ₄ Cl + HCl	4,1	4,1	13	1500	261
<i>A. oryzae</i>	4,0 муки + 0,5 NH ₄ Cl + HCl	4,1	5,0	30	560	60
То же	4,0 муки + 0,15 MgO + NH ₄ Cl + HCl	4,1	5,3	40	560	68

Чтобы выяснить роль иона магния в процессе его воздействия на синтез грибом ферментов, одновременно с магнием в качестве комплексообразователя с металлами (магнием и др.) вносилась натриевая соль этилендиаминтетрауксусной кислоты (трилон В).

Таблица 8

Влияние этилендиаминтетрауксусной кислоты (трилона В) и магния на ферментативную активность культуры гриба

Добавлено к барде, %	рН	в единицах		
		А. С.	Д. С.	М. С.
2,0 муки	5,9	8	765	101
0,25 MgO	5,5	30	1100	175
2,0 муки+0,25 MgO+0,05 трилона В	5,2	24	968	170
2,0 муки+0,25 MgO+0,1 трилона В	5,0	20	800	170
2,0 муки+0,1 трилона В	5,5	4	580	49

Влияние натриевой соли этилендиаминтетрауксусной кислоты, внесенной в субстрат одновременно с магнием, приведено в табл. 8.

Анализ полученных данных указывает на то, что одновременное введение в субстрат магния и этилендиаминтетрауксусной кислоты ослабляет благоприятное действие магния на ферментативную активность глубинной культуры *A. niger*. Учитывая результаты этих опытов, можно предполагать, что действие магния связано с его свободными ионами. Связанный же магний активирующим действием не обладает.

ВЫВОДЫ

1. Доказана возможность значительного повышения ферментативной активности глубинной культуры гриба *A. niger* при добавлении в субстрат углекислого магния или окиси магния в виде технического препарата.
2. Повышение ферментативной активности под влиянием магния позволяет почти вдвое понизить норму внесения глубинной культуры для осахаривания заторов.
3. Применение магния сопровождается повышением активной кислотности культуральной жидкости, что снижает благоприятное действие магния на амилазную активность.
4. На концентрированной барде активная кислотность не достигает уровня, препятствующего накоплению амилазы, и в этом случае магний увеличивает не только декстринолитическую и мальтазную, но и амилолитическую активность культуры гриба.
5. Стимулирующее влияние магния в процессе накопления *A. niger* крахмалорасщепляющих ферментов, возможно, связано с нарушением ионной уравновешенности питательного субстрата.

ЛИТЕРАТУРА

- Вяткин В. В. Условия роста мицелия и накопления амилолитических ферментов при глубинном выращивании гриба *Aspergillus niger*. Труды ВНИИСП, Пищепромиздат, 1954, вып. III, стр. 34.
- Костычев С. П. Физиология растений. ОГИЗ, 1947.
- Климовский Д. Н., Родзевич В. И. Метод определения активности солода в спиртовой промышленности. Труды ВНИИСП, Пищепромиздат, 1952, вып. 2, стр. 83.
- Сент-Джорджи А. О мышечной деятельности. Медгиз, 1947.
- Сотников Е. И. I. Образование лимонной кислоты грибом *A. niger*. Образование лимонной кислоты на бессменных растворах. Докл. АН СССР, 1934а, т. 3, № 4, стр. 273.
- Сотников Е. И. II. Образование лимонной кислоты на сменных растворах. Там же, стр. 279.
- Сотников Е. И. III. Образование лимонной кислоты на многократном растворе. Докл. АН СССР, 1934б, т. 3, № 5, стр. 544.
- Webster Y. a. Vamer J. Aspartase metabolism and asparagine synthesis in plant systems. J. Biol. Chem., 1955, v. 215, N 1, p. 97.

Г. М. Шавловский

**ВЛИЯНИЕ ЖЕЛЕЗА НА СИНТЕЗ РИБОФЛАВИНА
И ДЫХАТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ДРОЖЖЕЙ
CANDIDA GUILLIERMONDII**

(Львовский государственный университет им. И. Франко)

Способность микроорганизмов образовывать большие количества витаминов привлекает к себе внимание как с практической, так и с теоретической точек зрения. Различные микробы — синтетики витаминов B_{12} и B_2 — могут использоваться для промышленного получения этих витаминов, а также для изготовления витаминизированных продуктов и кормов. Вместе с тем, исследования механизма «сверхсинтеза» витаминов, причины его появления и развития, являясь наиболее верным путем овладения и сознательного управления этими процессами, раскрывают основные закономерности нормального и отклоненного обмена веществ микробной клетки.

К группе микробов — сверхсинтетиков витамина B_2 (рибофлавина) — принадлежат аспорогенные дрожжи *Candida Guilliermondii*. Способность *C. Guilliermondii* к образованию больших количеств рибофлавина была открыта в 1943 г. Беркгольдером (Burkholder, 1943а и б) и, независимо от него, годом позже Шопфером (Schopfer, 1944). Работами этих исследователей, особенно Беркгольдера, было изучено влияние различных факторов внешней среды и условий питания на образование витамина B_2 *C. Guilliermondii*. В частности, было установлено, что образованию витаминов способствуют аэрация и некоторые источники углеводного и азотистого питания, особенно некоторые аминокислоты.

Вскоре открытие Беркгольдера и Шопфера подтвердили Таннер и др. (Tanner, Vojnovich а. Van Lanen, 1945). Они установили также большую чувствительность накопления рибофлавина в культуре *C. Guilliermondii* к железу. Оказалось, что высокая интенсивность накопления рибофлавина возможна лишь при содержании в среде минимальных (0,04—0,06 γ /мл) количеств этого металла. Увеличение содержания железа до 0,1 γ /мл резко снижает накопление рибофлавина. Открытие такого специфического действия железа поставило под сомнение результаты многих ранее производимых опытов, при которых не очищали реактивов и посуду от примесей и загрязнений железом. Кроме того, практическое использование *C. Guilliermondii* с целью промышленного получения рибофлавина или витаминизации продуктов оказалось трудным. Правда, в 1949 г. сообщалось о возможности получения витамина B_2 при помощи *C. Guilliermondii* и *C. flarerii* в полужабодских масштабах на средах, бедных железом (Levine и др., 1949), однако интерес исследователей к этим

дрожжам ослабляется, несмотря на то, что причины тормозящего действия железа на накопление рибофлавина в среде остались неисследованными.

В литературе высказаны предположения относительно механизма действия железа на накопление рибофлавина в культуре ацетобутиловых бактерий, являющихся также сверхсинтетиками витамина В₂. Так, Левитон (Leviton, 1946) считал, что в присутствии повышенных количеств железа синтез рибофлавина не подавляется, а происходит разрушение уже образованного бактериями витамина. По мнению Имаи (Imai, 1955), железо угнетает деятельность ферментов, участвующих в синтезе молекулы рибофлавина. Биологическое объяснение данного явления приводит в своей работе Хиккей (Hickey, 1945). Этот автор полагает, что усиленное образование витамина при низких концентрациях железа в среде связано с нарушением синтеза железосодержащих дыхательных ферментов *Cl. acetobutylicum* и частичной их заменой флавопротеидными системами. При достаточном снабжении среды железом необходимость в повышенном образовании витамина В₂ якобы отпадает.

В настоящей работе излагается попытка выяснить характер влияния железа на накопление рибофлавина в культурах *C. Guilliermondii*¹. В свете проведенных исследований с *Cl. acetobutylicum* можно было предположить, что и в культуре *C. Guilliermondii* железо либо способствует разрушению уже образованного дрожжами витамина, либо, влияя на обмен веществ организма, прямо или косвенно угнетает биосинтез рибофлавина.

Желая проверить возможность разрушения рибофлавина в культуре *C. Guilliermondii* с повышенным содержанием железа (0,11 γ/мл), мы прибавляли к питательной среде Беркгольдера с гликоколом, на которой выращивались дрожжи, рибофлавин до концентрации 15,0 γ/мл и проверяли содержание этого витамина после семи дней инкубации (методика опытов описана в работе Шавловского и Чистяковой, 1956). Одновременно ставились контрольные опыты без прибавления рибофлавина к культурам дрожжей. При определении витамина вводилась поправка на испарение среды при инкубации. При учете синтеза рибофлавина учитывался только рибофлавин, выделенный в среду.

Таблица 1

Влияние железа на образование и сохранение рибофлавина в культуре *C. Guilliermondii*

Добавлено к среде, γ/мл	Урожай дрожжей, мг/мл	Концентрация рибофлавина в среде, γ/мл	Количество рибофлавина в среде, % от прибавленного витамина	Выделенный в среду рибофлавин, мг/г клеток
0,01 Fe	1,66	16,9	—	10,20
0,11 Fe	4,08	2,1	—	0,52
0,11 Fe + 15,0 В ₂	3,42	20,4	136,0	1,58

Как показали результаты анализов, приведенные в табл. 1, повышение содержания железа в среде с 0,01 до 0,11 γ/мл привело к резкому падению накопления рибофлавина — продуктивность биосинтеза клеток уменьшилась почти в 20 раз, однако прибавленный в среду витамин пол-

¹ В выполнении отдельных опытов принимали участие А. М. Богатчук, В. С. Чистякова и Л. П. Струговщикова, которым автор приносит свою благодарность.

ностью в ней сохранился. При испытании действия более высоких концентраций железа было установлено, что даже 1,0 $\gamma\text{Fe}/\text{мл}$ не вызывает разрушения витамина в среде. Таким образом, в присутствии повышенных количеств железа в среде специфически уменьшается интенсивность биосинтеза рибофлавина культурой *C. Guilliermondii*.

Для выяснения вопроса, не тормозит ли железо активности ферментов, непосредственно участвующих в синтезе молекул витамина, в наших опытах (Шавловский, 1958) были использованы покоящиеся клетки *C. Guilliermondii*.

Чтобы свести к минимуму рост дрожжей, их культивировали сначала на среде с субоптимальной концентрацией серы (0,005 мгS/мл), а затем отмывали центрифугированием и переносили на среду, лишенную серы. Применялись трехсуточные клетки *C. Guilliermondii*, выросшие на среде с 0,01 $\gamma\text{Fe}/\text{мл}$ и активно синтезирующие рибофлавин. Как видно из данных табл. 2, при перенесении их в среду без серы (начальная концентрация

Таблица 2

Влияние железа на синтез рибофлавина покоящимися клетками *C. Guilliermondii*, выросшими на среде с 0,01 $\gamma\text{Fe}/\text{мл}$

Время культивирования, часы	Концентрация железа в среде, $\gamma\text{мл}$	Концентрация дрожжей после культивирования		Концентрации рибофлавина		
		мг/мл	% от начальной	$\gamma\text{мл}$ среды	мг/г клеток	синтезированного за 1 час, $\gamma\text{г}$ клеток
40	0,01	2,32	118	6,2	2,65	66,3
40	0,125	2,46	126	6,2	2,62	65,6
112	0,01	3,27	167	16,3	4,99	44,5
112	0,125	3,45	176	16,5	4,79	42,7

дрожжей в среде 1,96 мг/мл) дрожжи продолжали осуществлять биосинтез витамина с одинаковой интенсивностью, независимо от содержания железа в культуральной жидкости. Таким образом, железо не угнетало активности ферментов, участвующих в синтезе молекулы рибофлавина дрожжами, а влияло косвенно на этот процесс.

Так как на средах с низким содержанием железа значительно уменьшается рост дрожжей, то, очевидно, что культура *C. Guilliermondii* в таких условиях испытывает недостаток металла и ее обмен веществ должен в какой-то мере нарушаться. Можно считать, что одним из следствий этого нарушения является как раз усиление синтеза рибофлавина, большие количества которого выделяются в среду и, следовательно, не используются клеткой для построения коферментов.

Если придерживаться такой точки зрения, то можно ожидать, что не только уменьшение концентрации железа в среде, но и другие воздействия, затрудняющие использование железа в метаболизме *C. Guilliermondii*, также должны приводить к стимуляции синтеза рибофлавина.

Мы попытались вызвать состояние Fe-недостаточности дрожжей, вводя в среду комплексообразователи, такие, как о-фенантролин и $\alpha\alpha'$ -дидиририл, специфически связывающие железо в водорастворимые ионы $[\text{Fe}(\text{C}_{12}\text{H}_3\text{N}_2)_3]^{++}$ и $[\text{Fe}(\text{C}_{10}\text{H}_8\text{N}_2)_3]^{++}$. Применялись также повышенные концентрации некоторых микроэлементов (Cu, Mn, Co, Ni). Для них был установлен физиологический антагонизм с железом в обмене веществ грибов и высших растений (Hewitt, 1948; Healy и др., 1955).

Таблица 3

Влияние комплексообразователей и кобальта на рост и синтез
рибофлавина *Candida Guilliermondii*
(в среде 0,125 γ Fe/мл)

Состав среды	Урожай дрожжей, мг/мл	Концентрация рибо- флавина	
		γ /мл	мг/г
Контроль	4,0	4,9	1,23
Среда + о-фенантролин: 20,0 γ /мл	1,2	18,3	15,3
Среда + α, α' -дипиридил: 30,0 γ /мл	1,16	7,4	6,93
Среда Co^{++} : 50,0 γ /мл	2,02	27,5	13,6

В табл. 3 приведены данные опыта с о-фенантролином, различные концентрации которого прибавлялись к среде, содержащей 0,125 γ Fe/мл. Они показывают, что в присутствии высоких концентраций этого вещества, в 15 раз превышающих количество, необходимое для связывания всего железа среды (для связывания 0,125 γ Fe/мл необходимо 1,325 γ /мл о-фенантролина), наступает значительное повышение интенсивности биосинтеза рибофлавина клетками, а также заметное торможение роста культуры.

α, α' -дипиридил оказался менее эффективным в смысле повышения продуктивности синтеза витамина. Однако и в этом случае она возрастала более чем шестикратно. Следует отметить, что действие этих веществ является строго специфическим. Комплексообразователь, избирательно связывающий ионы меди — диэтилдитиокарбамат натрия, не оказывал в наших опытах существенного влияния на синтез рибофлавина дрожжами.

Из испытанных микроэлементов только кобальт сильно повышал интенсивность биосинтеза витамина B_2 *C. Guilliermondii*. Повышение концентрации меди, марганца и никеля оказалось неэффективным. Наши данные по действию кобальта на синтез витамина B_2 согласуются с результатами недавно опубликованной работы Энари (Enari, 1955), который в несколько других условиях опыта также показал возможность стимулирования кобальтом синтеза рибофлавина у *C. Guilliermondii*.

Чтобы лучше понять механизм влияния комплексообразователей и кобальта на синтез рибофлавина, были проведены также опыты с покоящимися клетками *C. Guilliermondii*. Установлено, что кобальт не влияет на интенсивность синтеза витамина выросшими клетками даже при его большом избытке в среде; о-фенантролин стимулировал значительно слабее этот процесс, чем в опыте с растущими клетками дрожжей. Таким образом, действие этих веществ на биосинтез рибофлавина, так же как и действие железа, проявлялось в основном при размножении клеток в условиях формирования ими новой протоплазмы. А так как единственной до сих пор известной функцией железа в обмене веществ организмов является участие в строении ферментов, то можно считать, что усиление синтеза рибофлавина в условиях Fe-недостаточности каким-то образом связано с падением активности Fe-содержащих ферментов *C. Guilliermondii*.

Участие железа и рибофлавина в процессах биологического окисления заставляет обратить внимание на изучение особенностей дыхательных систем *C. Guilliermondii* в условиях различной обеспеченности клеток

железом и, следовательно, неодинаковой способности дрожжей к синтезу витамина B_2 .

В аппарате Варбурга нами исследовалось дыхание культур *C. Guilliermondii* различных возрастов, выросших на средах с 0,01 и 0,2 γ Fe/мл. Результаты определений приведены в табл. 4. Двух- и пятисуточные клетки *C. Guilliermondii* этих двух вариантов мало отличаются одна от другой по интенсивности дыхания.

Таблица 4

Влияние содержания железа в среде на интенсивность дыхания *C. Guilliermondii*

Возраст культуры, дни	Q_{O_2} клеток из среды, содержащей	
	0,01 γ Fe/мл	0,2 γ Fe/мл
2	75,5	72,1
5	42,4	37,0
7	49,0	15,8

Только в семидневных культурах клетки, хуже обеспеченные железом, дышали более интенсивно.

Чтобы определить степень участия цитохромоксидазы в системе терминальных оксидаз *C. Guilliermondii*, мы отравили клетки тех же возрастов 0,001 М раствором KCN. Оказалось, что дыхание дрожжей из среды как богатой, так и бедной железом, подавлялось этим ядом только в очень небольшой степени (на 5—17%), а в отдельных случаях было полностью цианидорезистентным. Контрольное определение действия цианида на пекарских дрожжах дало 88% угнетения. Мы отравляли клетки *C. Guilliermondii* также азидом натрия (0,005 М). При использовании этого ингибитора дыхание молодых дрожжей, выросших на средах с различным содержанием железа, тормозилось приблизительно в одинаковой степени (на 68—72% в двухсуточных культурах).

Что касается *Sacch. cerevisiae*, то еще Ильвехьемом (Elvehjem, 1931) было установлено падение интенсивности дыхания дрожжей, выросших на средах с низким содержанием железа. В таких клетках возрастала также степень участия в дыхании цианидорезистентных (флавиновых) ферментов. Полученные нами данные показывают существенные отличия дыхательных систем *C. Guilliermondii* и *Sacch. cerevisiae*. Они свидетельствуют также о незначительной роли железа в формировании терминальных оксидаз у *C. Guilliermondii*. Однако эти опыты дают мало материала для выяснения возможной перестройки дыхательных систем сверхсинтетика в условиях Fe-недостаточности.

В дальнейшем при помощи микроспектронасадки Цейсса был изучен характер цитрохромной системы *C. Guilliermondii*. Оказалось, что спектры цитрохромов этих дрожжей даже у молодых клеток выражены слабее, чем у *Sacch. cerevisiae*. Можно различить четыре полосы поглощения: *a* — в зоне 605 м μ , *b* — 564 м μ , *c* — 551 м μ и *d* — 530 м μ .

Исследование спектров клеток разных возрастов, выросших на жидких средах с малыми (0,01 γ /мл) и большими (0,1—0,2 γ /мл) концентрациями железа, показало такие же закономерности. Спектры двухсуточной культуры дрожжей, обеспеченной достаточным количеством железа, характеризуются наличием слабой полосы *a*, относительно хорошо выраженными полосами *b* и *c* (приблизительно одинаковой толщины и интенсивности) и очень слабой полосой *d*. При старении культуры наступает постепенное ослабление спектров до почти полного исчезновения, и в

клетках семидневного возраста можно обнаружить только очень слабую полосу в зоне 550—560 мμ. Наступает как бы постепенное исчезновение цитохромной системы.

Одновременно в такой культуре накапливается вещество, обладающее красной флуоресценцией в УФ-лучах. Оно было нами идентифицировано по спектрам поглощения, хроматографически и по температуре плавления кристаллов его метилового эфира как копропорфирин III (Шавловский и Богатчук, 1958).

Что касается клеток *C. Guilliermondii* из среды с 0,01 γFe/мл, то спектры их цитохромов выражены несколько слабее, особенно заметно ослабление полосы *b*, которая в этом случае является более тонкой и менее интенсивной, чем полоса *c*. Спектроскопическое наблюдение над пяти-, семидневыми культурами на среде с 0,01 γFe/мл затруднялось вследствие постепенного накопления в клетках розово-красного пигмента. Копропорфирин III присутствовал только в очень небольших количествах. Несмотря на все более темный фон в спектрах можно было отметить полосы *b*, *c* и *d*; при этом во всех случаях полоса *c* оказалась относительно сильнее выражена, чем полоса *b*. Полоса *b* принадлежит, как известно, цитохрому *b*, который входит в систему сукциноксидазы (Михлин, 1956; Green and Beinert, 1955), и, таким образом, клетки *C. Guilliermondii*, активно осуществляющие сверхсинтез рибофлавина, должны характеризоваться ослабленной сукциноксидазной активностью. Это предположение находит косвенное подтверждение в обнаружении нами факта выделения в среду этими дрожжами янтарной кислоты, которая почти отсутствовала в культуральных жидкостях с повышенным содержанием железа. Накопление в среде янтарной, а также лимонной и яблочной кислот было установлено при помощи метода распределительной хроматографии на бумаге.

Изучение цитохромной системы *C. Guilliermondii* показало, что в условиях Fe-недостаточности действительно происходит уменьшение содержания некоторых железосодержащих ферментов в клетках. Факт накопления копропорфирина дрожжами даже при их интенсивном росте говорил в то же время о большой лабильности процессов синтеза простетических групп этих ферментов у *C. Guilliermondii*.

Для изучения степени участия рибофлавина в дыхательных системах *C. Guilliermondii*, осуществляющих его синтез с различной интенсивностью, определялось общее содержание этого витамина, а также процентное соотношение флавиновых нуклеотидов в дрожжах, выросших на средах с 0,2 γFe/мл и 0,2 γFe/мл + 50 γCo/мл.

При помощи распределительной хроматографии на бумаге было установлено, что хорошо промытые буфером дрожжи содержат рибофлавин только в виде нуклеотидных форм флавиномононуклеотида (ФМН) и флавинаденидинуклеотида (ФАД). В табл. 5 приведены данные количественных анализов пятисуточных клеток. Флуорометрический и микробиологический методы определения рибофлавина, использованные в этом опыте, дали хорошо совпадающие результаты.

Как видно из данных табл. 5, в условиях стимулирования биосинтеза рибофлавина кобальтом наступает двухкратное увеличение содержания его нуклеотидных форм (коферментов) в клетках, что указывает на увеличение роли флавиновых ферментов в дыхательных системах *C. Guilliermondii* при нарушенном обмене железа. Изменяется также и соотношение отдельных форм рибофлавина в дрожжах в сторону увеличения роли ФАД в обмене.

Как уже указывалось, по мнению некоторых авторов (Hickey, 1945),

Таблица 5

Содержание нуклеотидных форм рибофлавина в клетках *C. Guilliermondii* при различной интенсивности синтеза витамина

Добавлено к среде	Содержание нуклеотидных форм рибофлавина			Общая продуктивность рибофлавина культурой, μ г клеток
	γ В ₂ /г	ФМН, %	ФАД, %	
0,2 γ Fe/мл . . .	9,59	80,7	13,3	395,7
0,2 γ Fe + 50 γ Со/мл	18,83	69,6	30,4	7161,0

замена Fe-содержащих дыхательных ферментов на флавиновые может быть причиной возникновения сверхсинтеза рибофлавина у микроорганизмов. Можно ли принять это предложение для *C. Guilliermondii* в свете наших данных? Нам кажется, что такая точка зрения слишком упрощает вопрос. Из данных табл. 5 следует, что и на среде без кобальта *C. Guilliermondii* выделяет в среду значительно больше рибофлавина (почти в 40 раз), чем использует его в обмене в форме коферментов. В присутствии кобальта содержание флавиновых коферментов увеличивается только вдвое, в то время как общая интенсивность синтеза витамина возрастает в 18 раз. Следовательно, в условиях, обеспечивающих высокие уровни сверхсинтеза, ухудшается способность организма использовать рибофлавин в своем обмене. Так, клетки на среде с кобальтом содержат рибофлавина в 380 раз меньше, чем его синтезируют в процессе жизнедеятельности.

Чтобы понять причины стимуляции сверхсинтеза рибофлавина у *C. Guilliermondii* необходимо, по нашему мнению, в первую очередь изучить закономерности образования его молекул из предшественников. В настоящее время уже установлено, что в синтезе молекулы витамина В₂ принимают участие пурины или их предшественники, аминокислоты и пентозы, активно используемые дрожжами и в других процессах обмена — в нуклеиновом, белковом и углеводном (Johnson, 1955). Можно предположить, что на средах с низким содержанием железа или в присутствии кобальта некоторые из процессов утилизации предшественников в метаболизме будут замедляться вследствие пониженной активности определенных Fe-энзимов. В таких случаях большие количества этих веществ смогут быть вовлечены в реакции биосинтеза рибофлавина, что и приведет к стимуляции этого процесса. Введение готовых молекул некоторых аминокислот и пуринов в культуру микроба-сверхсинтетика действительно приводило к усилению синтеза рибофлавина (Диканская, 1950, 1953; Giri a. Krishnaswamy, 1954).

Несомненно, что только углубленное изучение особенностей метаболизма *C. Guilliermondii* может пролить свет на тонкий механизм стимуляции синтеза рибофлавина, так же как и выяснить сущность самого процесса сверхсинтеза, — наиболее интересного явления в обмене веществ микробной клетки.

ВЫВОДЫ

1. В присутствии повышенных количеств железа в среде (0,1 γ /мл и больше) тормозится сверхсинтез рибофлавина клетками *C. Guilliermondii* и не происходит разрушения этого витамина в среде.
2. Железо не влияет на интенсивность синтеза рибофлавина покоящихся клетками *C. Guilliermondii*.
3. При помощи комплексообразователей (о-фенантролина и α, α' -ди-

пиридила), а также кобальта можно стимулировать сверхсинтез рибофлавина на средах с повышенным содержанием железа.

4. Клетки *C. Guilliermondii*, выросшие на средах с различным содержанием железа, мало отличаются друг от друга по интенсивности дыхания и характеру действия на него некоторых ферментных ядов (KCN, NaN₃).

5. *C. Guilliermondii* характеризуются относительно слабо выраженными (по сравнению с *Sacch. cerevisiae*) спектрами поглощения цитохромов. На среде с 0,01 γFe/мл уменьшается интенсивность полосы *b*, а на средах с 0,1—0,2 γFe/мл при старении культур наступает постепенное исчезновение всех полос поглощения и накопление в культуре копропорфирина III.

6. В условиях повышенной интенсивности синтеза рибофлавина дрожжи *C. Guilliermondii* имеют более высокое содержание нуклеотидных форм витамина в клетках.

ЛИТЕРАТУРА

- Диканская Э. М. Синтез рибофлавина (витамина B₂) микроорганизмами. Микробиология, 1950, 19 (3), 260.
- Диканская Э. М. Исследование по физиологии питания гриба *Eremothecium Ashbyii*. Микробиология, 1953, 22 (3), 256.
- Михлин Д. М. Биологическое окисление. Изд-во АН СССР, 1956.
- Шавловский Г. М. и Чистякова В. С. О влиянии железа на биосинтез рибофлавина (витамина B₂) дрожжами *Candida Guilliermondii*. Докл. АН СССР, 1956, III (4), 887.
- Шавловский Г. М. и Богатчук А. М. Синтез копропорфирина дрожжами *Candida Guilliermondii*. Докл. АН СССР, 1958, 123, 1077.
- Шавловский Г. М. Стимулирование синтеза рибофлавина дрожжами *Candida Guilliermondii* в присутствии железа в среде. Микробиология, 1958, т. 27, в. 6.
- Burkholder P. Synthesis of riboflavin by a yeast. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1943a, 29/6, 166.
- Burkholder P. Influence of some environmental factors upon the production of riboflavin by yeast. Arch. Biochem., 1943b, 3 (1), 121.
- Elvehjem C. The role of iron and copper in the growth and metabolism of yeast. J. Biol. Chem., 1931, 90, (1), III.
- Enari T. Effect of cobalt and iron of riboflavin production by *Candida Guilliermondii*. Acta Chem. Scand., 1955, 9 (10), 1726.
- Giri K. a. Krishnaswamy P. Studies on the synthesis of riboflavin by a mutant yeast, *Saccharomyces cerevisiae*. J. Bacteriol., 1954, 67, (3), 309.
- Green E. a. Beinert H. Biological oxidations. Ann. Rev. Biochem., 1955, 4, 1.
- Healy W., Cheng Sze-Chuna, Mc. Elroy W. Metal toxicity and iron, deficiency effects on enzymes in *Neurospora*. Arch. Biochem., Biophys., 1955, 54 (1), 206.
- Hewitt E. Relation of manganese and some other metals to the status of plants. Nature, 1948, 161 (4091), 489.
- Hickey R. The inactivation of iron by α-α'-dipyridile and its effect on riboflavin synthesis by *Clostridium acetobutylicum*. Arch. Biochem., 1945, 8 (3), 439.
- Imai K. On the formation of riboflavin by acetonebutanol fermentation bacteria. Mem. Coll. Agric. Kyoto Univer., 1955, № 73.
- Johnson B. Water-soluble vitamins, Part III. Ann. Rev. Biochem., 1955, 4, 419.
- Levine H., Oyaas J., Wasserman L., Hoogerheide J. a. Stern R. Riboflavin production by *Candida* yeast. Ind. Eng. Chem., 1949, 41 (8), 1665.
- Leviton A. Microbiological synthesis of riboflavin, a theory concerning its inhibition. J. Amer. Chem. Soc., 1946, 68, (5), 835.
- Schopfer W. Les facteurs de croissance pour quelques espèces de *Candida* et de *Torulopsis* (biotine, aneurine, mesoinositol). La biosynthèse de la lactoflavine. C. R. Sea. Soc. Phys. Hist. Natur., 1944, 61 (2), 147.
- Tanner F., Vojnovich C. H. a. Van Lanen J. Riboflavin production by *Candida* species. Science, 1945, 101 (2616), 180.

А. Б. Лозинов и В. А. Ермаченко

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ
SACCHAROMYCES CEREVISIAE ПРИ АДАПТАЦИИ К NaF**

(Институт микробиологии АН СССР)

В настоящее время хорошо известны факты, показывающие, что при воздействии на микроорганизмы метаболитами или ферментными ядами, избирательно подавляющими определенные звенья обмена веществ, могут быть получены формы с обменом веществ, измененным в строгом соответствии с характером действия применяемого антиметаболита или яда.

Известно, например, что при адаптации стафилококков к сульфамидам были получены устойчивые к последним штаммы, обладающие способностью синтезировать в 70 раз больше р-аминобензойной кислоты, причем эти свойства сохранялись в потомстве (Vivino a. Spink, 1942; Lardy и др., 1943).

Хорошо известны также «циановые» дрожжи. По данным Стир и Кастор (Stier a. Castor, 1941), уже при однократном выращивании *S. cerevisiae* в присутствии KCN (0,001 М) образуются формы, лишенные цитохромоксидазы, с пониженной интенсивностью дыхания и повышенной брожительной активностью. Изменения эти стойкие.

Совершенно аналогичные результаты получил Слонимский (Slonimski, 1953) при культивировании *S. cerevisiae* в присутствии ряда акридинов. Такие же изменения, т. е. потеря цитохромоксидазы, были получены простым выращиванием дрожжей в отсутствие молекулярного кислорода, однако в этом случае синтез цитохромоксидазы легко восстанавливался, тогда как при действии акридинов изменения были стойкими.

Интересны данные Виггера и Веркмана (Wiggert a. Werkman, 1959), которые установили, что после однократного выращивания в присутствии 0,02 М NaF, клетки *Propionibacterium pentosaceum* утрачивают способность сбраживать фосфорилированные соединения, в частности фосфоглицериновую кислоту, полностью сохраняя способность сбраживать глюкозу. Авторы пришли к выводу, что в результате воздействия NaF происходило развитие иного, не включающего фосфорные эфиры механизма диссимиляции глюкозы. Фактические данные Виггера и Веркмана уже в последнее время были полностью подтверждены Фольком (Volk, 1954), который, однако, связывает наблюдаемые явления, в первую очередь, с изменением проницаемости клеток.

Все эти факты (а их число может быть значительно умножено) представляют принципиально важными в теоретическом отношении и имеют существенное значение для проблемы направленного получения практически ценных форм. Это и послужило основанием для проведения настоящей работы. Следует оговориться, что работа носила поисковый характер и

не представляла собой завершеного исследования. Многие вопросы, возникающие в связи с полученными данными, остались нерешенными.

Работа имела целью выявить возможность изменения дрожжей путем культивирования их в присутствии типичного ферментного яда — фтористого натрия.

NaF не является строго специфичным ингибитором. Связывая ионы Mg^{++} , NaF действует на ряд ферментных систем, требующих для своей активности этот ион. Хорошо изучено ингибирующее действие NaF на энолазу (Lohman a. Meyerhof, 1934; Meyerhof a. Kiessling, 1935; Warburg a. Christian, 1942 и др.). NaF подавляет фосфатазу (Massart a. Dufait, 1939; Малков и Богданова, 1956 и др.), а в высоких концентрациях также и гексокиназу (Melchior a. Melchior, 1956).

Есть данные об угнетающем действии фторида на дыхательные системы (Runnström u. Sperber, 1938, 1939, 1941), в частности на пероксидазу (Кнох, 1954). Прямым или косвенным путем NaF влияет и на некоторые другие стороны обмена веществ. Однако, судя по литературным данным, наиболее ярко и сильно проявляется его действие как ингибитора энолазы, т. е. как яда, подавляющего гликолиз. Это давало основание ожидать, что путем культивирования дрожжей в присутствии фторида может быть вызвано изменение их бродильной энергии и интенсивности дыхания. Кроме того, уже неоднократно проводившиеся работы по адаптации дрожжей к фториду и особенно обширные исследования Эффрона (Eiffont, 1893, 1920 и др.) позволяли надеяться на положительные результаты, так как даже при кратковременной адаптации в указанных работах были получены значительные изменения в бродильной активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для опытов были взяты дрожжи *S. cerevisiae* (XII раса). Культивирование дрожжей при их адаптации к NaF и при постановке других опытов проводилось, как правило, на среде Ридер обычного состава, но без соли Са, поскольку Са связывает ионы F' в труднорастворимое соединение. Однако ион Mg^{++} , также дающий труднорастворимый фторид, был сохранен в среде. Подсчет показал, что при применявшихся концентрациях NaF (0,50—0,10 М) лишь небольшая часть F' связывается магнием.

Ход брожения изучался обычным способом в колбах Эрленмейера с шариковыми затворами. Объем колб равнялся 150 мл, в колбу наливалось 75 мл среды Ридер с дрожжевым автолизатом и 5% глюкозы. В этот объем среды вносилось около 2,5 млн. клеток изучаемой культуры. Непосредственно перед опытом все культуры, в том числе и культуры со среды с фторидом, выращивались в течение двух суток на среде Ридер без NaF, а уже с этой среды вносились в бродильные колбы.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Прежде всего, следует отметить вообще большую устойчивость дрожжей к фториду. Без всякой предварительной адаптации дрожжи могут развиваться и неограниченно долгое время пересеваться на среде, содержащей до 0,1 М NaF. Для этого необходимо лишь вносить достаточно большое количество посевного материала. Но процесс брожения в присутствии NaF в той или иной степени тормозится, а отмирание клеток резко увеличивается.

На рис. 1 приведены кривые брожения в неадаптированной (к фториду) культуре дрожжей в отсутствие фторида (кривая 1) и в присутствии 0,05 М NaF (кривая 2) (о других кривых см. ниже). На оси абсцисс здесь и на других аналогичных кривых нанесено число суток опыта, на оси ординат — выделение CO_2 в процентах от максимального ее выделения исходной культурой в среде без NaF. Иными словами, максимальный подъем кривой 1 соответствует 100% выделения CO_2 .

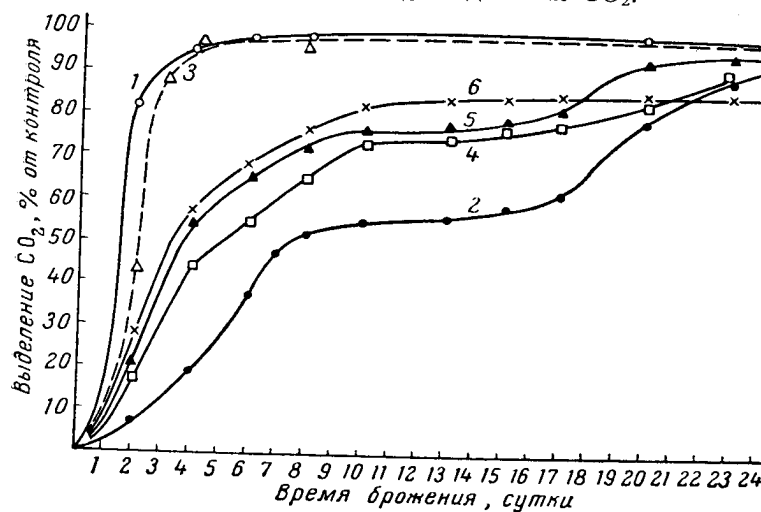


Рис. 1. Ход брожения в исходной и длительно адаптировавшейся к фториду культурах дрожжей:

1 — в исходной культуре в отсутствие NaF; 2 — в той же культуре в присутствии 0,05 М NaF; 3 — в адаптированной культуре в отсутствие NaF; 4 — в присутствии 0,05 М NaF в той же культуре, взятой непосредственно после адаптации; 5 — в присутствии 0,05 М NaF в той же культуре, но после ее двухмесячного пассирования на среде без фторида; 6 — то же после четырехмесячного пассирования на среде без фторида

Как видно из рис. 1, кривая брожения в присутствии фторида резко снижена по сравнению с контрольной кривой, причем она показывает, что после первоначального нарастания брожения и последующего его прекращения, примерно на 9—11-й день снова начинается выделение CO_2 , продолжающееся почти до полного исчезновения сахара в среде. Этот вторичный подъем кривой, по-видимому, обусловлен быстро протекающим процессом адаптации дрожжей к яду. Во всяком случае уже после однократного культивирования дрожжей в присутствии фторида отчетливо повышается их устойчивость к последнему.

На рис. 2 снова приведены кривые брожения неадаптированной культуры в присутствии и в отсутствие 0,05 М NaF (кривая 1 и 2). Культура для этого опыта была взята из контрольных бродильных колб предыдущего опыта (кривая 1 на рис. 1). Как видно из графика, брожение, вызванное этими неадаптированными культурами, протекало совершенно так же, как и в предыдущем опыте. Одновременно проверялось брожение в культуре, выращенной в предыдущем опыте в среде с 0,05 М NaF (кривая 2 на рис. 1), причем высева для повторного брожения делались из трех параллельных колб предыдущего опыта. Результаты проверки брожения этих трех культур представлены на том же рисунке кривыми 3, 4 и 5 (рис. 2, А).

Отчетливо видно, что во всех культурах брожение протекало значительно интенсивнее, чем в контрольной культуре (кривая 2), в присутствии тех же количеств фторида. Далее оказалось, что этот повышенный уровень брожения адаптировавшихся культур сохраняется и после продолжительных пересевов их на полноценной среде без NaF. На рис. 2, Б приведены кривые брожения для адаптированных и неадаптированных культур после более чем месячного пассирования на сусле в отсутствие NaF (13 пассажей). Таким образом, уже однократное культивирование дрожжей в среде с NaF вызвало значительное и, по-видимому, стойкое повышение их резистентности к этому яду.

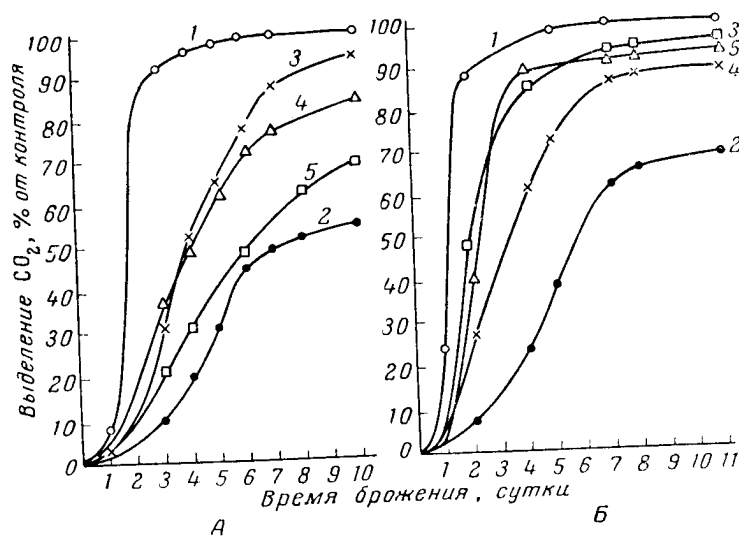


Рис. 2. Ход адаптации дрожжей к фториду.

А — брожение в исходной культуре и в культурах, однократно выведенных в присутствии 0,5 М NaF и взятых непосредственно после адаптации; Б — брожение в тех же культурах, что на рис. А, но в течение месячного пассирования на среде без фторида.

1 — в исходной культуре на среде без фторида; 2 — в той же культуре на среде с 0,05 М NaF; 3, 4, и 5 — в адаптированных культурах на среде с 0,05 М NaF.

Проводилось и очень длительное (более трех лет) культивирование дрожжей в присутствии фторида, причем концентрация последнего была доведена до 0,1 М. Дрожжи культивировались на среде Ридер при температуре 28°, пересевы делались один раз в неделю. Концентрация фторида довольно быстро была поднята до 0,05 М, а затем постепенно, в течение нескольких месяцев, доведена до 0,1 М. Дальнейшее культивирование велось уже при этой максимальной концентрации. В тех же условиях, но в среде без NaF велась контрольная культура. Результаты проверки хода брожения у этих длительно адаптировавшихся культур приведены на рис. 1.

Кривые 1 и 2 показывают ход брожения в неадаптированной культуре дрожжей в присутствии и в отсутствие NaF (0,05 М); кривая 3 — ход брожения в адаптированной культуре на среде без фторида и наконец, кривые 4, 5 и 6 показывают брожение в присутствии 0,05 М фторида в адаптированных культурах, причем кривая 4 — в культуре, взятой непосредственно со среды с NaF, кривая 5 — в культуре, пассированной

в течение двух месяцев на среде без NaF, кривая 6 — в культуре, пересевавшейся на среде без фторида свыше четырех месяцев. Отчетливо видно, что у адаптированных культур происходит повышение резистентности по отношению к NaF, причем эта резистентность сохраняется даже после очень длительных пересевов в отсутствие яда. Однако в результате продолжительной адаптации не удалось сколько-нибудь повысить резистентность по сравнению с культурами, однократно культивировавшимися в присутствии NaF.

Длительная адаптация не вызвала также каких-либо существенных изменений и в соотношении конечных продуктов брожения.

Таблица 1

Соотношение между сброженным сахаром и образовавшимся спиртом и CO_2
(брожение на среде Ридер с 5% глюкозы)

Культура	Среда	День брожения	Сброжено сахара, %	Соотношение, %		
				глюкоза	спирт	CO_2
Неадаптированная	Без NaF	3-й	99	100	45	42
	0,05 М NaF	8-й	57	100	43	38
Адаптированная к 0,1 М NaF	Без NaF	3-й	99	100	43	36
	0,05 М NaF	8-й	69	100	48	40
Адаптированная и пассированная на среде без NaF	Без NaF	3-й	99	100	43	37
	0,05 М NaF	8-й	66	100	48	46

В табл. 1 приведено соотношение между количествами сброженного сахара, образовавшегося спирта и выделившейся углекислоты у адаптированных и неадаптированных к фториду культур.

Напомним, что теоретически, если считать, что вся глюкоза пошла только на образование спирта и углекислоты, из 100 г глюкозы должно образоваться 51,1 г спирта и 48,9 г углекислоты. Практически выход спирта и образование углекислоты всегда ниже, так как часть углерода глюкозы идет на построение клеток и образование побочных продуктов брожения.

Приведенные нами соотношения являются приближенными хотя бы потому, что углекислота определялась лишь по изменению веса бродильных колб. Тем не менее, эти соотношения показывают, что существенных сдвигов в конечных результатах брожения под влиянием адаптации не происходит. Более того, их нет и при проведении брожения в присутствии 0,05 М NaF.

Все эти данные, в общем совпадающие со старыми данными Эффра, все же вызывают удивление, так как в острых опытах на аппарате Варбурга фторид резко подавляет брожение как у адаптированных, так и у неадаптированных культур. Очевидно, что в процессе длительно протекающего брожения происходят какие-то легкообратимые приспособительные изменения, нивелирующие действие фторида.

Более интересные результаты были получены при определении интенсивности дыхания адаптированных и неадаптированных культур. Опыты ставились на аппарате Варбурга. Дыхание дрожжей определялось в

0,05 М фосфатном буфере (рН=5,98) с 2% глюкозы (бралась 1%-ная суспензия дрожжей). Результаты приведены в табл. 2 и 3.

Таблица 2

Интенсивность дыхания исходных дрожжей и дрожжей, адаптированных к фториду и взятых непосредственно со среды Ридер с 0,05—0,1 М NaF (Q_{O_2} μ /мг сухого веса в час)

№ опыта	Дрожжи		% увеличения Q_{O_2}	Примечание
	исходные Q_{O_2}	адаптированные Q_{O_2}		
1*	30	44	30	Исходная культура пассировалась на сусле
2	34	39	15	
3	27	35	30	
4	32	42	31	Исходная культура пассировалась на среде Ридер
5	28	48	71	
6	34	47	38	
7	34	51	50	

* В каждой горизонтальной графе приведены данные, полученные в одном и том же опыте, причем исходная и адаптированная культуры выращивались одновременно и в одинаковых условиях и одновременно испытывались в респирометрах Варбурга.

Таблица 3

Интенсивность дыхания исходных дрожжей и дрожжей, адаптированных к фториду и длительное время пассировавшихся на среде без фторида (Q_{O_2} μ /мг сухого веса в час)

№ опыта	Исходные дрожжи Q_{O_2}	Адаптированные дрожжи Q_{O_2}	% увеличения Q_{O_2}	Примечание
1*	28	38	35	Исходная культура пассировалась сначала на среде Ридер, а затем, параллельно с адаптированной культурой — на сусле
2	27	38	41	
3	32	38	19	
4	32	53	65	
5	25	46	85	
6	26	32	23	Исходная культура пассировалась только на среде Ридер
7	26	34	31	
8	30	37	23	

* См. сноску к табл. 2.

Из данных таблиц следует, что в результате длительного выращивания дрожжей в присутствии фторида происходит некоторое повышение интенсивности дыхания (табл. 2), которое сохраняется и после продолжительного пассирования их в среде без фторида (табл. 3).

При сопоставлении интенсивности дыхания исходной культуры, пассировавшейся на сусле (табл. 2, оп. 1—3) и на среде Ридер (табл. 2, оп. 4—7), длительное культивирование дрожжей на среде Ридер без фторида

само по себе не оказывало существенного влияния на дыхание и, следовательно, не могло вызвать указанные выше сдвиги последнего. В равной мере во второй серии опытов (табл. 3) сопоставление дыхания исходной культуры, все время культивировавшейся на среде Ридер (табл. 3, оп. 6—8), с дыханием той же культуры, но подвергавшейся после культивирования пассированию на сусле (табл. 3, оп. 1—5), показывает, что это последующее пассирование на сусле не вызывало существенных изменений интенсивности дыхания.

После однократного выращивания дрожжей на среде с фторидом повышения интенсивности дыхания не наблюдалось.

ВЫВОДЫ

1. В результате даже однократного культивирования дрожжей в присутствии NaF могут быть получены формы с повышенной резистентностью к этому яду, причем изменения эти, по крайней мере в процессе вегетативного размножения клеток, длительно сохраняются при культивировании дрожжей в среде без фторида.

2. В результате адаптации к фториду могут быть получены формы с повышенной интенсивностью дыхания, причем эти изменения также длительно сохраняются при культивировании дрожжей на среде без фторида.

ЛИТЕРАТУРА

- Малков А. М. и Богданова Л. А. Влияние фтористого натрия на образование пирофосфорных соединений дрожжами в процессе брожения. Микробиология, 1956, т. 25, вып. 4, стр. 406.
- Effront J. Chemie physiologique. Sur certaines conditions chimiques de l'action des levures de bière. Comptes Rendus Soc. Biol., 1893, v. 117, p. 559.
- Effront J. Sur le mécanisme de l'acclimatation des microorganismes aux substances toxiques. Comptes Rendus Soc. Biol., 1920, v. 83, p. 807—808.
- Кнох W. The action of peroxidases with enzymically generated peroxide in the presence of catalase. Bioch. et Biophys. acta, 1954, v. 14, p. 117.
- Landy M., Larkum N., Oswald E. The increased synthesis of p-aminobenzoic acid associated with the development of sulfonamide resistance in *Staphylococcus aureus*. Science, 1943, v. 97, p. 265.
- Lohmann K., Meyerhof O. Über die enzymatische Umwandlung von Phosphoglycerinsäure in Brenztraubensäure und Phosphorsäure. Biochem. Z., 1934, v. 273, p. 60.
- Massart L., Dufait R. Fluoridhemmung und Metallaktivierung der Hefephosphatase. Naturwissenschaften, 1939, v. 27, H. 48, s. 806—807.
- Melchior N. a. Melchior J. Inhibition of yeast Hexokinase by Fluoride Ion. Science, 1956, v. 124, N 32118, p. 402.
- Meyerhof O. a. Kiessling. Die Umesterung der Phosphobrenztraubensäure bei der alkoholischen Gärung. Biochem. Z., 1935, v. 281, p. 249—270.
- Runnström J., Runnström A. und Sperber E. Einfluss der Atmung auf die Permeabilität der Hefezelle für Fluorid. Naturwissenschaften, 1937, v. 25, p. 474.
- Runnström J. u. Sperber E. Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Permeabilität und Stoffwechsel der Hefezelle. Biochem. Z., 1938, 298, p. 340—367.
- Runnström J., Gurney R. a. Sperber E. On protection against the inhibitory action of fluoride. Enzymologia, 1941, v. 10, p. 1.
- Slonimski P. A specific Relation between Enzymic adaptation and Cytoplasmic Mutation. Adaptation in micro-organisms. London, 1953, p. 76.
- Stier T. a. Castor J. On the formation and use of permanently altered strains of yeast for studies of in vivo metabolic organization. J. gen. Physiol. 1941, 25, 229.
- Vivino J. a. Spink W. Sulfonamide resistant strains of *Staphylococci*: clinical significance. Proc. Soc. exp. Biol. Med., 1942, v. 50, p. 336.
- Warburg O. u. Christian W. Isolierung und Kristallisation des Gärungsferments Enolase. Biochem. Z., 1942, 310, B. 4—5, H. 6, S. 384.
- Wiggert W. a. Werkman C. Fluoride sensitivity of *Propionibacterium pentosaceum*, as a function of growth condition. Biochem. J., 1939, v. 33, p. 1061.
- Volk W. The effect of fluoride on the permeability and phosphatase activity of *Propionibacterium pentosaceum*. J. Biol. Chem., 1954, v. 208, N 2, p. 777.

М. Я. К а л ю ж н ы й

**СОРБЦИЯ ДРОЖЖЕЙ ВОЛОКНАМИ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ
И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИ СБРАЖИВАНИИ
СУЛЬФИТНЫХ ЩЕЛОКОВ**

(Всесоюзный научно-исследовательский институт
гидролизной и сульфитно-спиртовой промышленности)

Взаимодействие дрожжей с твердой фазой среды при сбраживании сульфитных щелоков имеет существенное значение для их жизнедеятельности. Такой твердой фазой в щелоке являются волокна целлюлозы. Как известно, целлюлоза обладает большой адсорбционной способностью и в значительных количествах может поглощать соли тяжелых металлов. Это свойство обусловлено тем, что целлюлозные волокна в воде и в водных растворах электролитов имеют отрицательный электрический заряд. Величина заряда в различных условиях среды колеблется от -7 до -25 мв. В отличие от протеиновых волокон целлюлозные волокна при рН среды от 2 до 12 не меняют знака заряда.

Мы уже отмечали (Калюжный, 1955, 1957), что сульфитные щелоки на ряде заводов при охлаждении на градирне обсеменяются микрофлорой воздуха. На этой стадии содержащиеся в них отдельные волокна целлюлозы избирательно сорбируют дрожжи спиртового брожения и уже не свободны от дрожжевых клеток, а в бродильных чанах они накапливаются в значительных количествах в виде волокнисто-дрожжевой массы. И действительно, при обследовании нами были обнаружены сорбирующиеся дрожжи в баках под градирней и бродильных чанах на 13 сульфитно-спиртовых заводах. Таким образом, градирня при переработке щелоков фактически является местом активного размножения сорбирующихся дрожжей, поступающих из воздуха в производство.

В бродящей бражке волокна с сорбированными дрожжами находятся в подвижном состоянии (подвижная насадка), а в отбродившей бражке они оседают со скоростью 2 мм/сек, так как имеют удельный вес 1,4. Особая роль волокон при брожении состоит в том, что у них поверхность для закрепления дрожжей больше, чем у других материалов. Сорбированные на них дрожжевые клетки, будучи в подвижном состоянии, имеют лучший отток продуктов обмена и приток сбраживаемого сахара. В отбродившей же бражке волокна избирательно увлекают в осадок сорбированные дрожжи, оставляя при этом во взвеси несорбирующиеся формы, уносимые с бражкой. Тем самым целлюлозные волокна обуславливают селекцию и накопление в производстве только таких форм дрожжей, которые сорбируются твердой фазой среды.

Ввиду того, что наличие в щелоке целлюлозных волокон на ряде заводов определяет преобладание в чанах сорбирующихся форм дрожжей, мы поставили перед собой задачу — изучить природу и свойства этих дрожжей и выяснить влияние сорбции на размножение дрожжей и на процесс брожения.

МЕТОДИКА

Выделенные культуры проверялись на сорбцию путем погружения отдельных целлюлозных волокон в каплю суспендированных дрожжей и просматривались под микроскопом. Интенсивность размножения дрожжей на сульфитном щелоке учитывалась по подсчету клеток в счетной камере и по определениям азота в навесках дрожжей. Для изучения конститутивных и адаптивных ферментов дрожжей и ускорения их накопления они засеивались на синтетическую среду с глюкозой. Систематическое положение новых культур дрожжей устанавливалось по определителю Кудрявцева (1954). Сахар в среде устанавливался по эбулиостатическому методу, спирт в бражке — по флотационному методу ВНИИГС.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Картина сорбции дрожжей волокнами целлюлозы приведена на микрофотографиях (рис. 1 и 2). Из музейных культур хорошо сорбируются



Рис. 1. *Sacch. cortilaginosus* L.

Рис. 2. *Sacch. vini* var. *cartilaginosus*, шт. Клайпеда 2

Sacch. cartilaginosus Lindner и *Sacch. casei* Sacchetti; слабо сорбируются *Sacch. cerevisiae* — 7-я Томская, выделенная Плевако. Большинство проверенных музейных культур не сорбируется волокнами целлюлозы.

Количество сорбированных заводских дрожжей на волокнах устанавливалось нами по определениям азота в накопленных чистых дрожжах, а также в целлюлозно-дрожжевой массе и после отмытки дрожжевых клеток от этой массы. Полученные данные показали, что вес сорбированных дрожжей в массе равен весу чистых волокон, с которых они были отмыты, а иногда и больше веса волокон.

ПРИРОДА И НЕКОТОРЫЕ СВОЙСТВА СОРБИРУЮЩИХСЯ ДРОЖЖЕЙ

По исследованиям Хегглюнда (Hagglund, 1951) и Мюллера (Müller, 1957), основная часть сбраживаемого сахара сульфитных щелоков состоит из маннозы и на 14—18% из галактозы. В условиях поточного метода брожения манноза потребляется в первые часы брожения в головном чане, а на сбраживание галактозы времени тратится вдвое больше, чем на основное брожение. В дображивающих чанах галактоза является основным сахаром и нередко теряется с бражкой. Таким образом, значительную часть времени метаболизм дрожжей протекает на галактозе. Можно думать, что качественные особенности галактозы определяют выживаемость и отбор дрожжевых форм, обладающих ферментом галактозимазой. В связи с этим интересно было выяснить природу и свойства по отношению к галактозе тех дрожжей, которые благодаря сорбции оказались доминирующими формами в бродильных чанах заводов. Для этого из взятых на заводах проб производилось выделение и отбор дрожжей по двум признакам: по сорбционной способности и по способности культур ускоренно сбраживать галактозу. Из музейной коллекции ферментом галактозимазой особенно богата культура *Sacch. cartilagenosus*. Проверка показала, что эта культура хорошо сорбируется волокнами целлюлозы. Поэтому при испытании заводских сорбирующихся культур музейная культура была взята в качестве контроля. Дрожжи для испытаний накапливались на синтетической среде (Кудрявцев, 1954) следующего состава (в г/л водопроводной воды): $MgSO_4$ —0,7; $NaCl$ —0,5; $Ca(CO_3)_2$ —0,4; KH_2PO_4 —1,0; K_2HPO_4 —0,1, глюкозы—60, отвар дрожжей (70 г/л)—50 мл, дрожжевой автолизат—50 мл.

Отфильтрованные и промытые от среды дрожжи вносились по 3 г на 150 мл. Они сбраживали 2% галактозы в фосфатном буфере при $pH=5,5$. Результаты испытаний показали (табл. 1), что за первые 7 час. брожения по убыли CO_2 идет впереди контрольная культура *Sacch. cartilagenosus* L., обладающая стойкой или конститутивной галактозимазой (Кудрявцев, 1954). Новые сорбирующиеся культуры сбраживают галактозу с меньшей интенсивностью: одна культура—в два—четыре раза слабее, а другие—в семь и 18 раз слабее, чем культура *Sacch. cartilagenosus* при тех же условиях. Некоторые сорбирующиеся культуры (не приведенные в таблице) сбраживают галактозу только на вторые сутки. Все это говорит о различной способности сорбирующихся культур к сбраживанию галактозы.

Касаясь систематического положения выделенных культур, следует отметить, что в систематике дрожжей Кудрявцева (1954) группа дрожжевых организмов, сбраживающих галактозу в 8—10 раз слабее, чем *Sacch. cartilagenosus*, рассматривается как разновидность вида *Sacch. vini* var. *cartilagenosus*. В нашем случае пять первых культур (см. табл. 1) по морфологическим признакам и биохимическим свойствам сближаются с дрожжами *Sacch. cartilagenosus*. Различаются эти культуры главным образом по местообитанию. *Sacch. cartilagenosus* постоянно обнаруживается в есте-

Таблица 1
Сбраживание 2%-ного раствора галактозы различными культурами дрожжей

Культура	Род и вид культуры	Убыль CO ₂ , г		Бражка, %		Во сколько раз слабее контрольной культуры
		за 7 час.	за 48 час.	галактозы	спирта	
Контрольная	<i>Sacch. cartilaginosus</i> L.	0,56	0,71	0,02	0,99	
Клайпеда-2	<i>Sacch. vini</i> var <i>cartilaginosus</i>	0,16	0,71	0,40	0,73	3,6
П-70, Приозерская	То же	0,16	0,69	0,00	0,95	3,5
Сухона-11	»	0,08	0,75	0,02	0,88	7,0
В-7 Балахинская	»	0,08	0,75	0,02	0,97	7,0
Б-8	»	0,17	0,78	0,02	0,97	3,3
Св-20, Светогорская	<i>Sacch. paradoxus</i>	0,18	0,68	0,00	0,93	3,0
Св-1	<i>Sacch. vini</i>	0,03	0,48	0,41	0,69	18,0
П-4 Приозерская	То же	0,03	0,52	0,14	0,78	18,0
Сухона-7	<i>Fabospora fragilis</i>	0,24	0,76	0,02	0,96	2,0
Неманская-2	<i>Zygofabospora marxiana</i>	0,32	0,61	0,00	1,02	1,7
Сясь-4	То же	0,12	0,60	0,00	1,00	4,6

ственной среде — кислотомолочных продуктах, сбраживая там галактозу. Наша же группа дрожжевых культур обнаружена в искусственной среде — в сульфитном щелоке, где также имеется галактоза, особенно в дображивающейся бражке.

Таким образом, если учесть, что сорбирующие культуры выявились на заводах благодаря широкому контакту щелоков с воздухом (так же как и скисающего молока), становится очевидным, что новая группа культур может рассматриваться как разновидность вида *Sacch. vini* var. *cartilaginosus*. На заводах они преобладают в бродильных чанах, ускоренно сбраживают глюкозу, сахарозу и мальтозу; в жидкой среде образуют творожистый (зернистый) осадок; на сусло-агаре дают хрящевидные колонии, в клетках которых легко обнаруживаются споры округлой формы (рис. 3).

Культура Св-20, светогорская пылевидная, слабо сорбируется целлюлозой; на плотной среде дает гладкий мажущий штрих.

В клетках редко встречаются одна-две споры округлой формы. Культура сбраживает глюкозу, сахарозу, галактозу и рафинозу. Не сбраживает мальтозы и лактозы. Принадлежит к виду *Sacch. paradoxus*. Обнаружена на Светогорском и Балахинском сульфитно-спиртовых заводах.

Культуры Св-1, светогорская и П-4, приозерская преобладают в дрожжанках и бродильных чанах на этих заводах.

На щелоках от мягких варок целлюлозы и на пивном сусле дают зернистый осадок и хорошо сорбируются волокнами целлюлозы. На щелоках же от жесткой варки целлюлозы становятся менее зернистыми, но сорбционную способность не теряют. Обе культуры на агаризованной среде образуют хрящевидные штрихи, в клетках которых легко обнаруживаются по две—четыре споры округлой формы. Культуры сбраживают глюкозу, сахарозу, мальтозу и слабо сбраживают галактозу и рафинозу, не сбраживают лактозы. Принадлежат к виду *Sacch. vini*.

Культура Сухона-7 хорошо сорбируется волокнами целлюлозы. На сусло-агаре дает тонкий слизистый штрих, по краям состоящий из мицелиевидных клеток, в которых обнаруживаются овальные и бобовидные

споры. Сбраживает глюкозу, сахарозу, галактозу и лактозу, не сбраживает мальтозы и рафинозы. Принадлежит к *Fabospora fragilis* (рис. 4). Кроме Сухонского завода, культуры этого рода и вида выделены из дрожжевой массы Краснокамского и Сокольского сульфитно-спиртовых заводов. Две предпоследние культуры в табл. 2 (Неманская-2 и Сясь-4) тоже хорошо сорбируются целлюлозой и дают бобовидные споры (рис. 5). Однако процессу спорообразования у этих культур предшествует копуляция клеток. Они сбраживают глюкозу, сахарозу, галактозу и лактозу, не

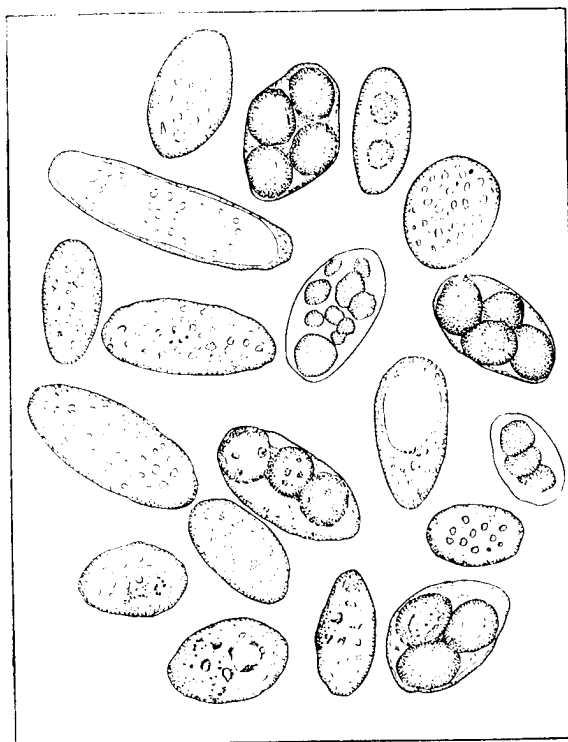


Рис. 3. *Sacch. vini* var. *cartilagenosus*, шт. Б-7. Балахнинская

сбраживают мальтозы. Обе культуры относятся к *Zygofabospora marxiana*.

Из дрожжей Калининградского завода второго комбината выделена зернистая сорбирующаяся культура, также обладающая способностью образовывать аски со спорами после копуляции, но споры округлой формы, по две—четыре в аске. По этим свойствам культура Калининградская 2-57 относится к роду *Zygosaccharomyces*. Она сбраживает глюкозу, сахарозу и мальтозу, не сбраживает галактозы и лактозы.

Таким образом, испытания показали, что группа сорбирующих дрожжей состоит из представителей различных родов и видов семейства сахаромикетов, ускоренно и слабо сбраживающих галактозу и не сбраживающих этот сахар. Обнаружены они на заводах благодаря сорбции их волокнами целлюлозы и отстаиванию с последней в бродильных чанах. Следовательно, целлюлоза как адсорбент способствует отбору и накоплению сорбирующихся форм в производстве.

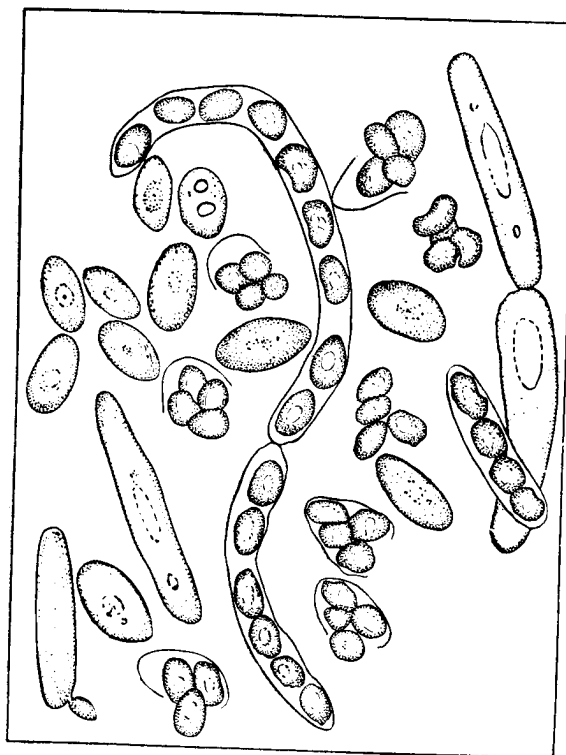


Рис. 4. *Fabospora fragilis*, шт. Сухона-7

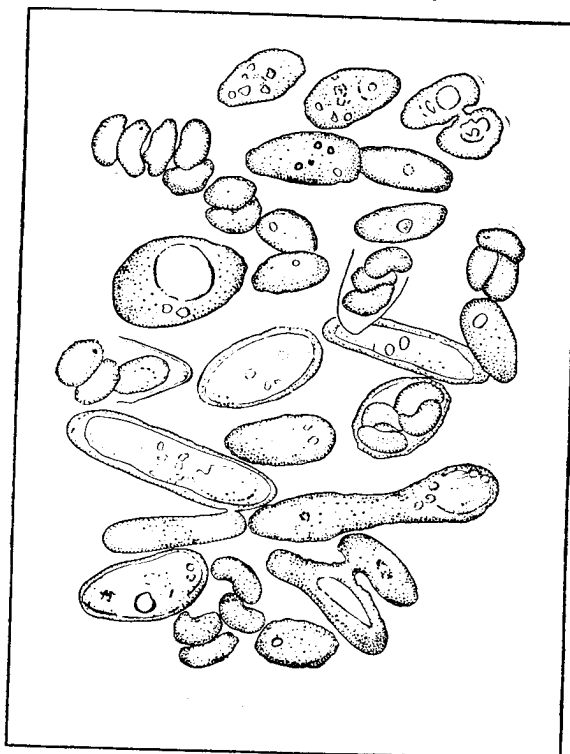


Рис. 5. *Zygojabospora marxiana*, шт. Неманская-2

РАЗМНОЖЕНИЕ И СПИРТООБРАЗУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ СОРБИРУЮЩИХСЯ ДРОЖЖЕЙ

О биохимической активности выделенных сорбирующих культур мы судили по размножению в обычных и упаренных щелоках и по накоплению в них спирта. В опытах применялись щелок Выборгского завода, упаренный в 2—2,5 раза, и щелок Приозерского завода, обычный. Оба образца усреднялись до $pH=5,5$. В них вносился суперфосфат по 0,3 г/л щелока обычного и по 0,6 г/л — упаренного.

В опытах по размножению вносили по 2 мл каждой культуры на 50 мл среды. Учет прироста клеток производили на вторые сутки, когда малые засевы дрожжей только забраживали среду.

Таблица 2

Размножение новых культур дрожжей на обычном и упаренном сульфитном щелоке

Культура	Обычный щелок		Упаренный щелок	
	дрожжи, млн/мл			
	при засеве	через 2-е суток	при засеве	через 2-е суток
<i>Sacch. vini</i> var. <i>cartilaginesus</i> (Клайпеда-2)	2,11	24,1	1,30	—
То же (П-70)	1,50	27,0	—	20,6
» (Сухона-11)	7,80	15,5	7,80	40,6
» (Б-7)	17,7	30,3	4,62	21,6
» (Б-8)	5,42	21,2	5,42	34,3
<i>Sacch. paradoxus</i> (Св-20)	6,30	27,3	2,38	11,75
<i>Sacch. vini</i> (Св-1)	15,7	32,81	0,60	23,8
То же (П-4)	9,57	32,0	0,86	34,5
<i>Fabospora fragilis</i> (Сухона-7)	5,90	—	5,90	37,2
<i>Zygofabospora marxiana</i> (Неманская-2)	3,65	33,0	—	22,0
То же (Сясь-4)	12,6	26,5	8,75	19,7

Из полученных данных (табл. 2) видно, что выделенные сорбирующие культуры, будучи перенесены с сусло-агара непосредственно на щелок обычный и упаренный, даже при малом засеве клеток удваивают свою численность в конце первых суток и на упаренном щелоке размножаются с большей интенсивностью, чем на обычном.

При испытании спиртообразующей способности новых культур они накапливались на приведенной выше синтетической среде и вносились в щелок в таких же количествах, как и при сбраживании галактозы. В табл. 3 приводятся данные по сбраживанию сульфитного щелока Приозерского завода.

Данные показывают, что по сравнению с выходами спирта, получаемыми на заводах, новые культуры дают выход спирта больше на общие РВ даже при неполном сбраживании щелоков. Наиболее эффективно бродят культуры Святогорские — Св-1 и Св-10, Приозерская П-4 и Балахнинская Б-7, а также культуры Неманская-2 и Сясь-4.

Проверка некоторых культур на упаренных щелоках изучалась в условиях обновления среды. В конце брожения дрожжи отделялись от бражки центрифугированием и снова смешивались со свежей средой. С каждой культурой проведено по три цикла брожения. Средние данные

Сорбция дрожжей целлюлозой и ее значение при сбраживании

179

Таблица 3

Сбраживание сульфитного щелка Приозерского завода различными культурами дрожжей

Культура	Ред. вещества в щелоке, %	Убыль CO ₂ , г	Бражка, %		Спирт, л/100 кг ред. веществ
			РВ	спирт	
<i>Sacch. cartilaginosus</i>	3,24	1,28	0,84	1,28	39,5
<i>Sacch. vini. var. cartilaginosus</i> (Клайпеда-2)	3,24	0,88	1,19	1,35	41,7
То же (П-70)	3,24	1,19	0,90	1,28	39,5
» (Сухона-11)	3,00	1,28	0,97	1,20	40,0
» (Б-7)	3,24	0,97	1,13	1,37	42,4
» (Б-8)	3,20	1,22	0,84	1,28	40,0
<i>Sacch. paradoxus</i> (Св-20)	3,00	0,93	0,79	1,29	43,0
<i>Sacch. vini</i> (Св-1)	3,00	0,96	1,19	1,30	43,4
То же (П-4)	3,24	0,95	1,19	1,44	44,5
<i>Fabespora fragilis</i> (Сухона-7)	3,00	0,91	0,83	1,23	41,0
<i>Zygofabespora marxiana</i> (Неманская-2)	3,24	1,13	1,17	1,37	42,2
То же (Сясь-4)	3,24	0,73	1,01	1,21	43,5

этих опытов показывают (табл. 4), что новые культуры неодинаково сбраживают сахара упаренных щелоков. Отстают в накоплении спирта Клайпеда-2, Сухона-11, Св-1 и Калининградская 2-57. Хороший выход дает Св-20. Особенно выделяются по накоплению спирта культуры Неманская-2 и Сясь-4, ранее неизвестные как хорошие продуценты спирта. Они дали высокий выход спирта и при сбраживании обычных щелоков, причем значительно выше хрящевидных культур, обладающих ферментом галактозидом. Видимо, наличие только этого фермента у некоторых дрожжевых культур еще не гарантирует успешного сбраживания сахаров в средах с такими бисульфитными соединениями (Бувский и Сапотницкий, 1954; Сапотницкий и Москалева, 1955), как сульфитные щелоки.

Таблица 4

Сбраживание упаренных сульфитных щелоков различными культурами дрожжей

Культура	Исходные ред. вещества, %	Количество спирта	
		%	л/100 кг РВ
<i>Sacch. vini var. cartilaginosus</i> (Клайпеда-2)	5,19	1,82	35,0
То же (Б-7)	5,07	1,91	37,8
» (Сухона-11)	5,19	1,88	36,2
» (П-70)	5,07	1,93	38,2
<i>Sacch. paradoxus</i> (Св-20)	5,11	2,10	41,1
<i>Sacch. vini</i> (Св-1)	5,11	1,88	36,8
<i>Fabespora fragilis</i> (Сухона-7)	5,19	2,04	39,4
<i>Zygofabespora marxiana</i> (Неманская-2)	5,19	2,23	42,9
То же (Сясь-4)	5,11	2,18	42,7
<i>Zygosaccharomyces</i> (Калининградская 2-57)	5,11	1,85	36,2

12*

Для сред с постоянным содержанием бисульфитных соединений и для свободной сернистой кислоты нужны, по-видимому, культуры с более универсальным ферментным комплексом, в том числе и с галактозимазой. Кудрявцев (1954) отмечает, что дрожжи с бобовидными спорами *Fabospora* и *Zygofabospora* отличаются по ферментному комплексу от сахаромикетов тем, что их окислительные свойства разнообразнее и более резко выражены.

Потому возможно, что они лучше сбраживают сахара сульфитных щелоков, находясь при этом в среде, обедненной кислородом.

Таким образом, испытания показали, что для сбраживания сульфитных щелоков наряду с сахаромикетами могут быть с успехом использованы дрожжи родов *Fabospora* и *Zygofabospora*, дающие бобовидные споры. Эти дрожжи сравнительно в короткий срок сбраживают в среде низкую концентрацию сахара и дают высокий выход спирта.

Таблица 5

Брожение при повышенных концентрациях глюкозы (рН=4,8;
дрожжи с бобовидной формой спор)

Культура	Количество, %		Выход спирта на 100 кг сахара, л
	сахара в среде	спирта в бражке	
<i>Zygofabospora marxiana</i> (Сясь-4) .	5,56	3,23	58,0
То же	6,20	3,10	50,0
<i>Fabospora fragilis</i> (Сухона-7) . .	4,92	2,85	57,9
То же (Сухона-7)	6,15	3,20	52,0
» (Кама-58)	5,80	3,10	53,4

По-иному, однако, ведут себя эти дрожжи, когда попадают в среды с повышенным содержанием сахара. Данные по сбраживанию повышенных концентраций глюкозы показывают (табл. 5), что с повышением содержания сахара в среде дрожжи замедляют брожение и снижают выход спирта из сброженного сахара. Наиболее сильными образователями этилового спирта служат сахаромикеты. В этом, по-видимому, и кроется причина ограниченного распространения дрожжей с бобовидной формой спор в спиртовом производстве.

ВЛИЯНИЕ СОРБЦИИ НА РАЗМНОЖЕНИЕ ДРОЖЖЕЙ И ЭНЕРГИЮ БРОЖЕНИЯ

Для изучения влияния сорбции на размножение и энергию брожения дрожжи засеивались в гетерогенную и гомогенную среды, в щелок с добавлением и без добавления волокон целлюлозы. Время удвоения числа клеток в гетерогенной среде устанавливалось при непосредственном наблюдении за сорбированными клетками под микроскопом. Для этого была сконструирована проточная камера (Калюжный, 1957). Время же удвоения числа клеток в гомогенной среде устанавливалось по общепринятой методике, с вычислением времени генерации клеток по формуле:

$$F = \frac{t \cdot \lg 2}{\lg b - \lg a},$$

где F — длительность генерации, a — число исходных клеток в 1 мл среды, b — число клеток в том же объеме за время размножения t . Наблюдения за размножением дрожжевых клеток на адсорбенте с протоком среды и в такой же среде в стационарных условиях показали (табл. 6), что на адсорбенте на удвоение числа клеток тратится меньше времени, чем в гомогенной среде.

Влияние сорбции на ускорение размножения проверялось и на ряде других культур, где в колбы со 150 мл среды вносилось по 0,1 г волокон целлюлозы и засевались хорошо сорбирующиеся и слабо сорбирующиеся культуры. В контрольных колбах размножение проводилось без адсорбента. Урожай дрожжей учитывался по определению в навеске азота (табл. 7).

Полученные данные (табл. 7) свидетельствуют о том, что в среде с адсорбентом все культуры (слабо и хорошо сорбирующиеся) накопили относительно больше биомассы, чем в среде без адсорбента. Следовательно, сорбция дрожжей целлюлозой ускоряет их размножение.

Таблица 6

Время удвоения числа клеток культуры С-9

В среде с адсорбентом		В гомогенной среде	
часы	мин.	часы	мин.
2	40	4	26
2	15	5	06
2	05	4	26

Таблица 7

Прирост различных культур дрожжей в сульфитном щелоке с прибавлением и без прибавления целлюлозы

Дрожжи	Сорбируют	Вес дрожжей с влажностью 75%		Найдено азота, мг	
		с целлюлозой	без целлюлозы	с целлюлозой	без целлюлозы
А _п -9	Слабо . . .	0,416	0,158	8,33	3,81
Б-7	Хорошо . .	0,572	0,532	11,40	10,65
П-4	То же . . .	0,538	0,445	10,76	8,90
С _в -1	» . . .	0,518	0,408	10,36	8,17

Положительное влияние сорбции сказывается и на энергии брожения дрожжей. Сбраживание различными культурами дрожжей сульфитных щелоков с прибавлением и без прибавления целлюлозы показало, что дрожжи в среде с адсорбентом имеют энергию брожения выше и срок брожения меньше, чем в гомогенной среде. Проверка активности дрожжей в заводских условиях также показала, что некоторые сорбированные на волокнах дрожжи имеют бродильную энергию больше, чем дрожжи несорбированные. 1 кг чистых дрожжей без волокон за сутки сбраживает около 4 кг сахара, а 1 кг дрожжей с волокнами, где дрожжевых клеток наполовину меньше, сбраживает за тот же срок в среднем 5,5 кг сахара.

Таким образом, целлюлозные волокна и размельченный твердый субстрат с прикрепленными к нему дрожжами способствуют отбору активных форм дрожжевых микроорганизмов и более эффективному использованию их при спиртовом брожении сульфитных щелоков.

ВЫВОДЫ

1. На ряде сульфитно-спиртовых заводов целлюлозные волокна, поступающие вместе со щелоком в производство, сорбируют из среды дрожжи спиртового брожения.
2. Вес сорбированных на волокнах дрожжей равен весу волокна, а в некоторых случаях и превосходит его.
3. В группу сорбирующихся дрожжей входят представители различных родов и видов семейства сахаромикетов.
4. Сорбция дрожжей в сбраживаемой среде оказывает стимулирующее влияние на размножение клеток и процесс брожения.
5. Применение целлюлозы как твердого субстрата для прикрепления дрожжей способствует отбору и накоплению сорбирующихся форм в производстве и более эффективному использованию их при сбраживании сульфитных щелоков.

ЛИТЕРАТУРА

- Б у е в с к и й А. В. и С а п о т н и ц к и й С. А. Зависимость качества сульфитного щелока от условий и режима варки целлюлозы. Гидролизная промышленность СССР, 1954, № 2, 9.
- К а л ю ж н ы й М. Я. Непрерывное сбраживание сульфитных щелоков дрожжами, сорбированными волокнами целлюлозы. Микробиология, 1955, XXIV, в. 4, стр. 462.
- К а л ю ж н ы й М. Я. Влияние адсорбции на размножение и брожение, вызываемое дрожжами. Микробиология, 1957, т. XXVI, вып. 3, стр. 346.
- К у д р я в ц е в В. И. Систематика дрожжей. Изд-во АН СССР, М., 1954 г.
- С а п о т н и ц к и й С. А. и М о с к а л е в а А. Г. Влияние бисульфитных соединений на сбраживание сульфитных щелоков. Гидролизная и лесохимическая промышл., 1955, № 5, стр. 7.
- H ä g g l u n d E. Neuere Ergebnisse der Chemie des Sulfite- und Sulfatkochprocesses. Das Papier. 1951, 37—34.
- M ü l l e r H. P. Beiträge zur Kenntnis der Butanol-Acetongärung in Sulfitablauge. Zürich, 1957.

Л. Г. Ноткина

БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СУШКИ ХЛЕБОПЕКАРНЫХ ДРОЖЖЕЙ

(Украинский научно-исследовательский институт
пищевой промышленности, Харьков)

Сушка хлебопекарных дрожжей при невысокой температуре является одним из наиболее распространенных способов их консервирования с целью сохранения на длительное время жизнеспособности дрожжевой клетки.

Однако принятые до настоящего времени различные способы сушки дрожжей не обеспечивают сохранения исходной активности некоторых ферментных систем, и причины падения подъемной силы дрожжей в процессе их обезвоживания и дальнейшего хранения еще не установлены.

Принципиально можно осуществить обезвоживание дрожжевой клетки до остаточной влажности 8—9% без снижения подъемной силы; в отдельных опытах сушки мы этого достигали. Однако в большинстве случаев активность дрожжей в процессе сушки снижается.

Для обеспечения высокой активности сухих дрожжей решающее значение имеют условия сушки и условия выращивания и подготовки дрожжей.

Растущие потребности в сухих хлебопекарных дрожжах и неуклонный рост их производства выдвигают необходимость более глубокого изучения этих вопросов.

Исследования биохимических изменений в процессе сушки и хранения высушенных дрожжей мы совместно с Запара и Абезгауз вели не только в лабораторных, но и непосредственно в заводских условиях, причем выбраны были заводы с различным режимом производства прессованных дрожжей и с различным режимом сушки (с различными длительностью сушки, температурным режимом, принципом подачи теплого воздуха и конструкцией сушилок).

Мы остановились, в первую очередь, на исследовании изменений в азотистом составе дрожжей в результате возможного протеолитического распада, так как известно, что обезвоживание клетки приводит к смещению ферментативной активности в направлении гидролиза. Кроме того, протеолиз обычно связывают с падением сбраживающей способности дрожжей.

Вопрос этот почти не изучен. Нечаева (1948) наблюдала интенсивность протеолитического распада не на хлебопекарных, а на спиртовых дрожжах XII расы, к тому же сильно «переупитанных» азотом — до

2,0—2,5%. Бенеш (Benesch, 1954) и затем Проскуряков и Опарышева (1956) исследовали изменение протеолитических ферментов дрожжей.

В обоих случаях — и в процессе сушки, и в процессе хранения дрожжей было установлено повышение активности протеолитических ферментов.

В процессе сушки происходит протеолитический распад, связанный с нарастанием в дрожжах растворимых небелковых азотистых соединений (несажаемых 2%-ной трихлоруксусной кислотой) и азота аминокислот (с определяемого фосфатно-медным способом). Интенсивность протеолиза в основном зависит от длительности сушки. При небольшой длительности сушки (3—8 час.) на различных производственных сушилках прирост небелковых азотистых соединений незначителен (1,8—11%). При длительной сушке (20—30 час.) он может достигать 20—30%. Прирост аминного азота колеблется в тех же пределах от 2,7 до 13%, при длительной сушке — до 20%.

Однако изменения в азотистом составе дрожжей не ограничиваются только степенью протеолитического распада. Дальнейшие наши исследования показали, что иногда в процессе сушки, а особенно в первые дни хранения высушенных дрожжей, наряду с протеолизом идет и процесс связывания аминокислот, по-видимому, за счет образования аминоксахаров и меланоидинов.

Так, на одном из заводов в отдельных опытах в высушенных дрожжах при хранении довольно интенсивно снижалось содержание аминного азота. По сравнению с прессованными дрожжами аминный азот снизился на 9—45% (с 0,57% — в прессованных дрожжах до 0,52—0,42%, а иногда и еще ниже — в сухих).

Этот процесс наблюдался независимо от длительности и способа сушки, а также от интенсивности протеолиза, связанного с приростом растворимых азотистых соединений. Он отмечался даже в тех случаях, когда протеолиз практически отсутствовал. Связывание аминного азота шло в данном случае за счет азотистых соединений (аминокислот, пептидов) в прессованных дрожжах, взятых на сушку, и чаще наблюдалось в дрожжах с более высоким содержанием аминного азота.

Гораздо сложнее обнаружить уменьшение количества аминного азота при длительной сушке, так как наряду со связыванием аминокислот идет и довольно интенсивный протеолиз, обуславливающий прирост аминного азота. Тем не менее, и в этом случае на указанном заводе мы наблюдали значительное снижение в дрожжах аминного азота.

При хранении высушенных дрожжей в различных температурных условиях протеолиз продолжается. Он менее значителен при хранении на холоде (5—16%) и повышается при хранении в условиях комнатной температуры, однако непропорционально степени снижения активности дрожжей.

Утрата дрожжами подъемной силы в условиях хранения при 18—28° не является прямой функцией интенсивно идущего протеолиза до стадии, приводящей к накоплению растворимых азотистых соединений.

Изменения в содержании аминокислот при длительном хранении колеблются в сторону то нарастания, то снижения (от +5 до —10%), реже идет более интенсивное снижение аминного азота, но количественная сторона этого процесса, как уже указывалось, затушевывается одновременно идущим протеолизом до стадии образования аминокислот.

Установленный нами факт связывания аминокислот при сушке и дальнейшем хранении сухих дрожжей с образованием аминоксахаров

и меланоидинов подтверждается еще и тем, что отдельные образцы дрожжей при длительном хранении приобретают яркокоричневую окраску.

Вопрос этот, несомненно, заслуживает дальнейшего изучения, так как из опыта сушки пищевых продуктов известно, что в процессе сушки и хранения многих высушенных продуктов происходит образование аминокислот и глюкотеинов. С накоплением этих соединений связывают ухудшение качества сухих овощей, яичного порошка, молока и др.

Известно также, что существуют промышленные способы обработки этих продуктов до сушки либо путем сбраживания дрожжами содержащейся в них глюкозы, либо путем окисления ее ферментом глюкооксидазой с целью выведения одного из компонентов сахароаминной реакции (Klein, Sonoda, Hansen, 1954).

Изменения в азотистом составе дрожжей в процессе их сушки и хранения иллюстрируются данными табл. 1.

Таблица 1

Изменения в азотном составе дрожжей в процессе сушки и хранения

Длительность сушки, часы	Дрожжи	Условия хранения сухих дрожжей		Подъемная сила дрож- жей, мин.	Азот			
		длитель- ность, дни	температура, град.		небелковый		аминный	
					% на абсо- лютно су- хой гес дрожжей	измене- ния в соста- ве, %*	% на абсо- лютно су- хой гес дрожжей	изме- нения в со- ста- ве, %*
8	Прессованные	До сушки		70	1,33	—	0,37	—
	Высушенные	Сразу после сушки		76	1,48	+11,2	0,38	+2,7
	»	180	4—8	100	1,63	+10,0	0,40	+5,2
	»	180	18—28	226	1,65	+11,1	0,37	—3
4	Прессованные	До сушки		65	1,11	—	0,57	—
	Высушенные	Сразу после сушки		76	1,13	+1,8	0,52	—8,8
	»	29	4—8	85	1,21	+7,0	0,42	—19,2
	»	315	4—8	125	1,32	+16,8	0,40	—23,1
	»	315	18—28	335	1,40	+23,9	0,38	—27
24	Прессованные	До сушки		80	1,15	—	0,54	—
	Высушенные	Сразу после сушки		98	1,43	+24,3	0,65	+20,4
	»	20	4—8	98	1,48	+3,5	0,46	—29,2
	»	310	4—8	142	1,72	+20,3	0,47	—27,7
		310	18—28	Не подня- ли теста	1,84	+28,7	0,40	—38,5

* Изменение в содержании небелкового и аминного азота в процессе сушки рассчитано в процентах к содержанию его во взятых на сушку прессованных дрожжах, а изменение в процессе хранения сухих дрожжей — в процентах к содержанию его в высушенных дрожжах сразу после сушки.

Углеводы дрожжевой клетки в основном представлены гликогеном, маннаном и дисахаридом трегалозой. Изменения в углеводном составе в процессе сушки дрожжей в заводских условиях связаны со значительным нарастанием трегалозы (на 30—75%) за счет гликогена, что совпадает с имеющимися по этому вопросу данными Глин, Поллок и Хольм-

стром (Gleen, Pollock, Holmstrom, 1951). В лабораторных условиях мы не всегда наблюдали такое нарастание. В сухих дрожжах отдельных заводов содержание трегалозы колебалось в пределах 6—11% (табл. 2). Есть указания о содержании в активных сухих дрожжах до 15—20% трегалозы.

Таблица 2

Изменения в содержании трегалозы в процессе сушки и хранения дрожжей

Содержание трегалозы, % на абсолютно сухой вес дрожжей					
Исходные прессованные дрожжи	Высушенные дрожжи				
	сразу после сушки	через 4 мес. хране- ния при		через 10 мес. хранения при	
		4—8°	18—28°	4—8°	18—28°
4,9	6,4	6,6	6,7	—	—
5,9	10,4	—	—	9,9	9,6
5,6	9,8	—	—	8,4	8,4

При хранении дрожжей изменения в содержании трегалозы незначительны (от ± 4 до $\pm 14\%$), что может быть обусловлено, с одной стороны, приростом сахара за счет гликогена, а с другой — ферментативным гидролизом трегалозы до глюкозы и участием последней в сахароаминной реакции.

Связь с изменением активности дрожжей при найденных количествах трегалозы не обнаружена.

Обезвоживание дрожжей, как известно, приводит к значительному повышению проницаемости клеточной оболочки. Наши исследования (Ноткина, Абезгауз, Запара, 1954) показали, что 20—30-минутная водная обработка прессованных и сухих дрожжей при 20—25° извлекает всего 2—3% сухого вещества из первых и до 15—20% — из вторых, причем 5—9% составляют азотистые вещества, 2—4% — углеводы, 3—4% — солевые вещества.

При хранении дрожжей, высушенных до влажности 8—9%, проницаемость клеточной оболочки продолжает повышаться; при длительном хранении на протяжении 10—12 мес. из 100 г дрожжей извлекается 21—29% сухих веществ (табл. 3).

Довольно значительные изменения в процессе сушки и хранения дрожжей обнаружены в сульфгидрильных соединениях типа глутатиона. Из сухих дрожжей в тесто извлекается в 15—20 раз больше сульфгидрильных соединений, чем из прессованных (Проскуряков, 1940; Нечаева, 1949; Ноткина, Абезгауз и Запара, 1954; Benesch, 1954).

Однако нарастания SH-групп в процессе сушки дрожжей не происходит.

Нами было установлено, что общее количество сульфгидрильных соединений, найденное в прессованных дрожжах (после 5-минутного кипячения и последующей обработки метафосфорной кислотой), в процессе сушки не меняется, но благодаря высокой проницаемости клеточной оболочки сухих дрожжей они легко извлекаются из последних. 10—20-минутная водная обработка сухих дрожжей при 20—30° извлекает почти все количество SH-групп, найденное в прессованных дрожжах после их кипячения.

Таблица 3

Изменения в проницаемости клеточной оболочки дрожжей и в содержании сульфгидрильных соединений

Серия опытов	Дрожжи	Условия хранения сухих дрожжей		Подъемная сила дрожжей, мин.	Проницаемость, % сухих веществ, извлекаемых из дрожжей	SH-группы, мл 0,001 н. КJО ₃ на 1 г абсолютно сухого веса дрожжей		
		длительность, мес.	температура, град.			легко извлекаемые		общее количество
						с водной обработкой	без водной обработки	
1-я	Прессованные	—	—	60	2,0	2,2	2,6	23,0
	Высушенные	Сразу после сушки		67	17,0	23,0	21,0	24,0
	»	4	4—8	90	19,0	20,0	11,0	21,0
	»	4	18—28	220	23,0	14,0	7,0	15,0
2-я	Прессованные	—	—	70	3,0	2,0	2,2	19,0
	Высушенные	Сразу после сушки		85	16,0	19,0	18,0	20,0
	»	10	4—8	106	19,0	15,0	13,0	15,0
	»	10	18—28	320	26,0	11,0	5,0	10,0
3-я	Прессованные	—	—	80	2,8	3,0	3,2	29,0
	Высушенные	Сразу после сушки		100	19,0	32,0	31,0	32,0
	»	10	4—8	140	21,0	20,0	18,0	19,0
	»	10	18—28	Не подняли теста	29,0	8,0	5,0	6,0
4-я	Высушенные	Сразу после сушки		98	—		30,0	32,0
	»	2	4—8	104	—	19,0	10,0	20,0

Такой способ их определения более правильно отражает количество глутатиона, поступающее с сухими дрожжами в тесто, чем обычно принятый способ непосредственной обработки дрожжей метафосфорной кислотой с последующим титрованием фильтрата 0,001 н. КJО₃.

Принятый нами дифференцированный метод анализа SH-групп с предварительной водной обработкой дрожжей и без водной обработки позволил обнаружить ряд изменений в содержании сульфгидрильных соединений в процессе хранения сухих дрожжей (табл. 3). Если подъемная сила дрожжей полностью сохранилась или утрачена в незначительной степени, содержание SH-групп остается неизменным.

При падении подъемной силы снижается и количество SH-групп; это снижение вначале носит обратимый характер, и водная обработка дрожжей восстанавливает исходное количество SH-групп. Только при большой утрате подъемной силы дрожжей снижение количества SH-групп принимает необратимый характер. Это даст нам основание считать, что здесь происходит связывание, а не разрушение глутатиона, как это принято в литературе (Нечаева, 1949). Не исключается и частичное окисление глутатиона, однако этот вопрос требует уточнения.

Установленная нами закономерность в поведении сульфгидрильных соединений в зависимости от активности дрожжей в процессе хранения подтвердилась на многих образцах дрожжей различных заводов.

Однако при дальнейшем изучении этих вопросов было установлено, что в тех дрожжах, в которых был обнаружен процесс связывания

аминокислот, при длительном хранении дрожжей на холоде и сохранении подъемной силы одновременно наблюдалось необратимое снижение количества сульфгидрильных соединений (серия опытов 4-я в табл. 3).

Этот факт дает нам основание считать, что глутатион в данном случае вовлекается в реакцию образования аминсахаров и меланоидинов и что это может быть тем путем, по которому идет необратимое связывание сульфгидрильных соединений в сухих дрожжах при потере ими активности.

Таким образом, изучение опыта работы различных заводов и проведенные лабораторные исследования показывают, что как при сушке так и при хранении высушенных хлебопекарных дрожжей происходит ряд сложных биохимических изменений, связанных с превращением азотистых соединений (в сторону как распада, так и синтеза), углеводов, сульфгидрильных соединений типа глутатиона с повышением кислотности дрожжей, проницаемости клеточной оболочки и др.

Эти процессы протекают более интенсивно при длительной сушке и в условиях хранения высушенных дрожжей при комнатной температуре. Строгой зависимости между сохранением активности дрожжей и интенсивностью протекающих процессов мы не обнаружили.

Для сохранения активности высушенных дрожжей на длительное время (год-два) решающее значение имеют степень высушивания, устранение при хранении доступа кислорода воздуха и низкая температура хранения. Положительное влияние низких температур на стойкость сухих дрожжей и необходимость герметизации тары установлены всеми исследователями, работавшими в этом направлении (Oyaas, Johnson a. Peterson, 1948; Плевако и Николаев, 1950; Мельцер и Астахова, 1955; Felscher, Koch a. Larsen, 1955).

Наши исследования показали, что на холоде (4—6°) доступ воздуха мало влияет на снижение подъемной силы дрожжей. При хранении в негерметической таре и относительной влажности воздуха не выше 60—70% они на протяжении шести месяцев и более сохраняют активность, установленную требованиями ВТУ на сушеные дрожжи.

В дальнейшем было установлено, что низкая температура в этом случае должна быть обеспечена на протяжении всего периода хранения. Если же сухие дрожжи выдержать на холоде при доступе воздуха в течение одного-двух месяцев, а затем поставить на хранение при 20—30° в герметической и негерметической упаковке, то стойкость таких дрожжей по сравнению с упакованными сразу после сушки сильно снижается. Обычно наблюдаемая большая разница в подъемной силе дрожжей при хранении в герметической и негерметической упаковке уже не обнаруживается, т. е. герметизация в этом случае не предохраняет дрожжи от потери ими активности.

Сущность процессов, приводящих к такой быстрой утрате активности дрожжей в результате воздействия кислорода воздуха, пока еще не установлена. В связи с этим возникает необходимость выяснения роли кислорода в процессе сушки дрожжей, когда продуваются большие количества теплого воздуха. Для этого мы поставили ряд опытов сушки дрожжей в специально оборудованной небольшой сушилке в атмосфере CO₂ и азота. Однако особых преимуществ в сохранении активности дрожжей по сравнению с сушкой в токе воздуха не установлено (табл. 4). Кислород воздуха, по-видимому, не является основной причиной падения активности дрожжей в процессе их обезвоживания.

При исследовании возможности сохранения активности дрожжей в процессе сушки во многих случаях делались попытки применения раз-

Таблица 4

Активность сухих дрожжей при сушке в атмосфере углекислого газа, азота и воздуха (длительность сушки 5—10 час.)

Подъемная сила прессованных дрожжей, мин.	Сушка воздухом		Сушка CO ₂		Сушка в токе азота	
	подъемная сила, мин.	влажность %	подъемная сила, мин.	влажность %	подъемная сила, мин.	влажность %
40	65	9,8	77	9,0	—	—
44	80	9,2	90	9,2	—	—
69	90	9,6	105	8,7	—	—
69	80	9,2	—	—	72	9,5
45	68	8,7	—	—	62	8,7

личных добавок (коллоидов, обезвоживающих веществ, солей, активаторов), а также предварительной обработки дрожжей до сушки. Однако в промышленных условиях они широкого распространения не получили. Финк и Вильднер (Fink a. Wildner, 1952) предпослали собственным лабораторным опытам по влиянию добавок (муки, крахмала и других) довольно большую, в основном довоенную, патентную литературу. В опытах авторов добавки в отдельных случаях влияли положительно, но процесс сушки длился трое суток при комнатной температуре. В более поздних данных Уайт (1954) упоминает о применении некоторыми заводами добавок соли и обработки дрожжей до сушки растворами мальц-экстракта. Уолтер (Walter, 1953) отмечает, что в Англии такими добавками не пользуются. Сочинский (Soczyński, 1953) применил добавки муки, глюкозы, сахарозы и пектина, однако никакого влияния на повышение активности дрожжей ни в процессе сушки, ни в процессе хранения не обнаружил. Татакува (Tatakuwa, 1955) указывает на эффективность обработки дрожжей до сушки глюкозой и парами этанола. Сбраживающая способность сухих дрожжей повышалась при этом на 25% и более. Увеличивалась также и стойкость дрожжей.

Учитывая далеко не полное решение этих вопросов, противоречивые результаты различных исследований и небольшое число данных о влиянии добавок при сушке дрожжей, вырабатываемых в СССР (Веселов, Гивартовский, Осипов, 1936; Нечаева, 1949; Кирьялова, 1953), мы изучили защитное влияние таких добавок, как мука, декстрин, крахмал, желатина, варьируя их в различных соотношениях. Однако на подъемной силе дрожжей и их стойкости указанные добавки не сказались.

При проведении исследований, направленных на повышение активности сухих дрожжей, необходимо иметь в виду, что об активности сухих хлебопекарных дрожжей правильнее судить не по энергии газообразования в процессе брожения, а по их подъемной силе, которая далеко не всегда коррелирует с первой. В сухих дрожжах эта разница проявляется еще заметнее, так как в силу высокой проницаемости клеточной оболочки они гораздо сильнее, чем прессованные дрожжи, влияют на физические свойства теста и его газодерживающую способность.

Мы убедились в этом при попытке повышения активности сухих дрожжей с очень плохой подъемной силой (240 мин.). Добавка 2% сахара к мучной болтушке с дрожжами через 2—3 часа повышала энергию газообразования более чем вдвое и уравнивала ее с энергией газообразования активных дрожжей (П. С.— 67 мин.). Однако подъемная сила

малоактивных дрожжей при добавке сахара изменилась всего на 20—40 мин., и вместо 240 составляла 220—200 мин.

Выход сушеных дрожжей на различных заводах, в зависимости от принятого режима сушки и физиологического состояния дрожжей, взятых на сушку, довольно сильно колеблется.

Поскольку сушка производится при невысокой температуре (35—30°), не подавляющей жизнедеятельности дрожжей, во время обезвоживания могут происходить неизбежные потери сухого вещества дрожжей, обусловленные идущими в дрожжевой клетке физиологическими процессами.

В лабораторных опытах Дружинина (1953) потери сухого вещества дрожжей колебались, в зависимости от длительности сушки, в пределах 1,6—15%. Однако в заводских условиях эти данные не были проверены.

В проведенных нами лабораторных опытах сушки дрожжей сухого вещества дрожжей были весьма незначительными и колебались в пределах не более 0,1—3,2%. Мы объясняем это тем, что до сушки дрожжи не менее суток хранились на холоде. В заводских условиях далеко не всегда соблюдают эти требования; иногда даже измельченные уже дрожжи до подачи в сушилку из-за технических причин задерживают в цехе при 24—28° на протяжении 1—3 час. Учитывая все это, мы перенесли исследования непосредственно на завод.

В результате ряда поставленных нами опытов установлено, что в процессе сушки хлебопекарных дрожжей происходят физиологические процессы, приводящие к потере сухих веществ. Интенсивность этих процессов поддается регулированию. Быстрый съем влаги в дрожжах на протяжении 3—7 час. при 35—30° и исключение выдержки уже измельченных дрожжей до подачи их в сушилку могут довести потери сухих веществ до 1—3%. При длительной сушке при той же температуре потери достигали 7—8%, а выдержка измельченных дрожжей в цехе при 24—28° на протяжении 1—3 час. приводила к дополнительным потерям еще 1—5% сухих веществ. Эти данные должны быть учтены при разработке технологического режима сушки (Ноткина, Запара, Власенко, 1958).

Выше уже указывалось, что получение активных сухих дрожжей в значительной степени определяется также условиями, при которых идет их выращивание. Литературных данных по этому вопросу очень мало.

В начатых нами в этом направлении исследованиях мы остановились на изучении режима азотистого питания и условий созревания дрожжей. Известно, что в дрожжах, бедных азотом, легче идет влагоотдача и лучше стойкость и качество после сушки. Еще в 1912 г. в дрожжах «флорилин» длительной аэрацией до сушки снижали содержание азота до 1,32—1,42%; инструкцией ВНИИХП (Плевако, 1953; Плевако, Семихатова и Дружинин, 1957) рекомендуется снижать содержание азота в дрожжах до 1,65—1,45%. В Чехословакии и в других странах также берут на сушку дрожжи, бедные азотом.

В табл. 5 приводится азотный состав сухих дрожжей некоторых наших и зарубежных заводов, исследованных нами на содержание общего азота, неосаждаемого 2%-ной трихлоруксусной кислотой небелкового и аминного азота.

Как видно из этих данных, азотный состав различных дрожжей довольно значительно колеблется. Больше всего общего и аминного азота в дрожжах из США, меньше всего в дрожжах из Англии.

С целью снижения азота в предназначенных для сушки дрожжах необходимо уменьшить в среде количество добавляемого минерального азота, что в свою очередь, может привести к уменьшению выхода дрож-

Таблица 5

Азотный состав сухих дрожжей различных заводов

Завод	Общий азот, % к абсолютно сухим дрож- жам	Небелковый азот, %		Аминный азот, %	
		к абсолют- но сухому весу дрож- жей	к общему азоту	к абсолют- но сухому весу дрож- жей	к общему азоту
Ленинградский	6,00	1,48	24,6	0,39	6,5
Львовский	6,12	1,28	20,9	0,41	6,7
»	7,12	1,48	24,1	0,53	7,4
Минский	6,00	1,20	20,0	0,35	5,8
Киевский	6,68	1,35	20,2	0,57	8,5
Завод в Англии	6,00	1,04	17,3	0,27	4,5
» в Швеции	6,76	1,28	18,9	0,50	7,4
» в США (фирма Флейнман)	7,32	1,13	15,5	0,65	8,9

жей в процессе размножения. Для промышленных целей это нежелательно. Поставленными нами опытами, в которых количество общего усвояемого дрожжами азота в среде варьировало в пределах 1,36—1,20—1,03% к сырью, установлены нормы азотистого питания, обеспечивающие и выход¹ дрожжей, и невысокое содержание в них азота (табл. 6). Так как при низкой дозировке недостающего минерального

Таблица 6

Влияние снижения количества азота в среде на выход дрожжей

Содержание азота в среде (в % к мелассе)	Выход дрожжей	Общий азот, % к дрожжам
1,36	80,0	1,76
1,20	77,8	1,62
1,20	77,1	1,45
1,03	73,4	1,58

азота полностью используется и усвояемый органический азот мелассы, являющейся основным сырьем при производстве хлебопекарных дрожжей, для снижения азота в дрожжах необходимо правильно учитывать усвояемый дрожжами азот мелассы (Ноткина, Лихтенштейн и Удовиченко, 1941).

В производстве прессованных дрожжей дозревание в конце процесса размножения обычно ведут в течение часа при незначительной аэрации. Имея в виду, что в практике оправдала себя длительная аэрация дрожжей до сушки и что в некоторых патентах (Schneider, 1955) рекомендуется вести выращивание предназначенных для сушки дрожжей на спирт-содержащей, обедненной ростовыми веществами бражке, мы изменили условия дозревания дрожжей, доведя его до 2 час. с интенсивной аэрацией среды.

¹ При ожидаемом выходе дрожжей 80%.

Этот прием полностью оправдывает себя. Выход дрожжей повышается на 2—4%; снижается содержание общего и аминного азота; такие дрожжи в процессе обезвоживания лучше сохраняют активность (табл. 7).

Исследования в этом направлении продолжаются.

Таблица 7

Влияние длительности и условий дозревания дрожжей на их подъемную силу

Серия опытов	Длительность дозревания, часы	Аэрация	Выход дрожжей, % к ме-ласе	Прессованные дрожжи			Сухие дрожжи	
				% к абсолютно сухому весу азота		подъемная сила, мин.	подъемная сила, мин.	влаж-ность %
				общего	аминного			
1-я	1	Обычная	70,0	7,00	0,43	45	100	11,0
	2	Усиленная	72,7	6,68	0,32	46	85	10,0
2-я	1	Обычная	72,0	6,68	0,31	45	82	9,8
	2	Усиленная	76,3	6,28	0,26	44	60	9,1

ВЫВОДЫ

1. В процессе сушки и дальнейшего хранения сухих дрожжей происходят сложные биохимические изменения в азотистом и углеводном составе дрожжей, в сульфгидрильных соединениях, в проницаемости клеточной оболочки и др.

2. Интенсивность протеолитического распада, связанного с накоплением растворимых небелковых азотистых соединений и аминокислот, обусловлена длительностью сушки. При кратковременной сушке (3—8 час.) протеолиз незначителен.

3. В процессе сушки, особенно в первые дни хранения сухих дрожжей, в некоторых случаях наблюдается значительное снижение количества аминного азота в дрожжах, что, очевидно, связано с образованием аминокислот и меланоидинов. При длительном хранении такие дрожжи приобретают яркокоричневую окраску.

4. Подтверждаются указания в литературе на значительное повышение в процессе сушки содержания трегалозы в дрожжах (30—75%). В процессе хранения дрожжей эти изменения незначительны.

5. В силу высокой проницаемости клеточной оболочки из сухих дрожжей извлекается значительно больше сульфгидрильных соединений, чем из прессованных. Однако в процессе сушки нарастания SH-групп не происходит. В процессе хранения количество SH-групп при сохранении активности дрожжей не меняется. С падением подъемной силы уменьшается количество SH-групп в результате их связывания. Этот процесс вначале носит обратимый характер.

6. Если в процессе сушки и хранения наблюдается снижение аминного азота в дрожжах, то даже при сохранении активности дрожжей происходит необратимое связывание сульфгидрильных соединений. По-видимому, в этом случае глютацион вовлекается в реакцию меланоидинообразования. Возможно, что в этом заключается механизм связывания SH-групп при падении активности дрожжей в процессе их хранения.

7. Добавка к идущим на сушку дрожжам различных обезвоживающих и коллоидных веществ (муки, крахмала, декстрина, желатины и др.) не сказывается на повышении подъемной силы дрожжей ни в процессе обезвоживания, ни при дальнейшем хранении.

8. Кислород воздуха не является основной причиной снижения активности дрожжей в процессе сушки. Сушка в токе CO_2 и азота не дает особых преимуществ по сравнению с сушкой в токе воздуха.

9. В процессе сушки могут иметь место потери сухого вещества дрожжей за счет идущих в клетке физиологических процессов. Потери эти поддаются регулированию. При быстром сьеме влаги (3—7 час.) и при исключении выдержки измельченных дрожжей до сушки потери сухого вещества могут быть снижены до незначительных размеров (1—3%).

10. Изучение условий размножения дрожжей, предназначенных для целей сушки, показало, что более длительное дозревание дрожжей при усиленной аэрации среды повышает выход дрожжей и снижает в них содержание общего и аминного азота. Такие дрожжи лучше сохраняют активность при обезвоживании.

ЛИТЕРАТУРА

- Веселов И. Я., Гивартовский Я. В., Осипов Н. Д. Труды Центр. н.-и. лаборатории бродильной пром-сти, 1936.
- Дружинин Г. Н. Потери сухих веществ в процессе сушки. Цитир. по книге Плевако Е. А. «Сушеные хлебопекарные дрожжи». Пищепромиздат, 1953.
- Кирьялова Е. Н. Бродильная активность сухих культур дрожжей. Тр. ВНИИ с.-х. микробиологии, 1953, вып. 2.
- Мельцер И. А., Астахова И. П. Рациональный метод упаковки сушеных дрожжей в целях их длительного хранения. Труды Всес. н.-и. ин-та хлебопекарной пром-сти, 1955, вып. VI, 115.
- Нечаева А. С. Протеолитический распад при сушке дрожжей. Биохимия, 1948, 1, 48.
- Нечаева А. С. Глютамин в сушеных дрожжах. Микробиология, 1949, 1, 20.
- Ноткина Л. Г., Запара Е. М., Власенко П. А. Потери сухого вещества дрожжей в процессе сушки. Материалы технической информации Укр. НИИП, 1958, вып. 5, 45.
- Ноткина Л. Г., Лихтенштейн С. Д., Удовиченко Н. К. Использование азота мелассы при производстве прессованных дрожжей. Консультации по бродильной пром-сти, 1941, в. 20—21, 74.
- Ноткина Л. Г., Абезгауз Т. М., Запара Е. М. Изменение сульфгидрильных соединений и проницаемости клетки при сушке хлебопекарных дрожжей и их хранении. Тр. Укр. н.-и. ин-та пищ. пром-сти, 1954, вып. I, 30.
- Плевако Е. А. и Николаев Р. П. Значение влажности сушеных пекарских дрожжей в процессе хранения. Тр. Всес. н.-и. ин-та пивоваренной пром-сти, 1950, 102.
- Плевако Е. А. Сушеные хлебопекарные дрожжи. Пищепромиздат, 1953.
- Плевако Е. А., Семихатова Н. М., Дружинин Г. Н. Сравнительная оценка качества заводских образцов сушеных дрожжей, полученных на карусельных сушилках. Материалы по обмену опытом по хлебопекарной и дрожжевой промышленности ВНИИ хлебопекарной пром-сти, 1957, в. VI—VII, 46.
- Проскуряков Н. И. Об определении и изменении глютамина в прессованных дрожжах при различных условиях брожения. Хлебопекарная промышленность, 1940, № 1, 3.
- Проскуряков Н. И., Опарышева Е. Ф. Ферментативные изменения в пекарских дрожжах при их сушке и длительном хранении. Микробиология, 1956, XXV, 5, 600.
- Уайт Д. Технология дрожжей. Пищепромиздат, 1957 (перевод с англ.).
- Benesch R. The Manufacture of Active dried Yeast. Food Manufacture, 1954, XXIX, N 8, 305.
- Felscher A., Koch R., Larsen R. The Storage Stability of Vacuumpacked Active Dry Yeast. Cereal Chem., 1955, 2, 117.

-
- Fink H. u. Wildner H. *Über Trockenhefe*, Nürnberg, 1952.
- Kline L., Sonoda T., Hansen H. Comparison of the Quality and Stability of Whole Egg Powders Desugared by the Yeast and Enzyme Methods. *Food Technology*, 1954, v. 8, N 8, 343.
- Oyaas I., Johnson M. a. Peterson W. Effect of Oxygen on Retention of Activity by commercial Baker's Yeast. *Ind. Engin. Chem.*, 1948, 40, 280.
- Gleen E., Pollock C., Holmstrom M. The Trehalose Content and quality of Active dry Yeast. *Cereal Chemistry*, 1951, 6, 498.
- Schneider K. Stable Baker's Yeast. *U. S.* 1955, 2, 680, 705.
- Soczyński S. Otrzymywanie dobrej jakości drożdży suszonych. *Prace Głównego. Inst. Przemysłu Rolnego i Spożywczego*, 1953, 3. 1.
- Tatokuwa J. Methods of Drying Baker's Yeast.—*Journal of Fermentation*, 1955, N 4, 15.
- Walter F. *The Manufacture of Compressed Yeast*. London, 1953, 2. Edition.
-

Е. А. Плевако

**ВЛИЯНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ
НА СКОРОСТЬ РОСТА ДРОЖЖЕЙ-САХАРОМИЦЕТОВ
ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ ИХ ПО ВОЗДУШНО-ПРИТОЧНОМУ
СПОСОБУ НА МЕЛАССОВЫХ СРЕДАХ**

(Лаборатория биохимии и технологии дрожжей ЦНИИХП)

Дрожжи-сахаромицеты дыхательного типа используются в практике дрожжевых заводов, где производственный эффект от применения той или иной дрожжевой культуры на растворах мелассы оценивается по суммарному приросту биомассы в течение не более 12 час. выращивания дрожжей по воздушно-приточному способу.

Для обмена веществ дрожжей-сахаромицетов, выращиваемых в полноценных мелассовых растворах с добавкой источника азотистого питания в количестве 1,5% и фосфорного питания в количестве 1,0% (к весу мелассы), характерны не только непрерывно протекающие процессы распада и синтеза веществ протоплазмы, но и непрерывное формирование и отпочковывание дочерних клеток, т. е. непрерывный прирост биомассы. Несмотря на существенное значение этого признака дрожжей, растущих в условиях обильной аэрации среды, влияние условий питания дрожжей на скорость их роста изучено недостаточно. Изменение скорости роста дрожжей отмечается повседневно в процессе их выращивания. При поступлении в дрожжерастильные аппараты маточные дрожжевые культуры в течение 1—2 час. разбраживаются, затем начинают размножаться со все возрастающей скоростью и, наконец, в последние 3—4 часа скорость их роста (удельный прирост дрожжевой массы за 1 час) постепенно снижается. За 12 час. дрожжевые клетки как бы проходят определенный цикл развития, завершающийся естественным их старением. Возникает вопрос, не связано ли изменение скорости роста дрожжей с недостатком в среде питательных веществ и с изменением вследствие этого функции новообразования клеток.

Рост и размножение дрожжей является сложным процессом, связанным с белковым, липоидным и минеральным обменом в дрожжевой клетке.

Наша задача ограничивалась изучением скорости роста дрожжей на мелассовой среде, полноценной по своему составу, полностью удовлетворяющей потребности дрожжевых клеток в процессе их роста. Изменение скорости роста дрожжей и их генеративной активности нами изучено на мелассовых растворах различной концентрации при различном соотношении количества расходуемых питательных веществ и веса биомассы в течение каждого часа ее прироста. Эксперименты проводились на среде

средней плотности (от 1,5—2 до 4,5—5°), принятой при выращивании дрожжей, что соответствует разбавлению мелассы водой 1 : 30 и 1 : 17. Соответственно изменяется и концентрация азотистых, фосфорных и солевых веществ в среде. Конечной целью наших исследований было изыскание условий питания дрожжей хлебопекарных рас, способствующих длительному и непрерывному их росту в проточной культуре.

Экспериментам предшествовали расчеты по расходу питательных сред в течение каждого часа периодического выращивания дрожжей на мелассовых растворах. Особое внимание обращено на удельный расход сахара, поскольку, по теоретическому расчету Уайта (White, 1954), 440 мг сахара обеспечивают накопление 1 г прессованных дрожжей (табл. 1).

Таблица 1

*Изменение скорости роста дрожжей при периодическом их выращивании по воздушно-проточному способу
(меласса разбавлена водой в соотношении 1 : 3)*

Часы	Расход мелассы, % к общему количеству	Количество дрожжей		Удельный прирост дрожжей	Расход сахара, г		Объем 100 клеток, д ³
		всего, г	прирост, г/час		г/час	на 1 г дрожжей	
1	8	55	7	1,12	1,2	1,30	—
2	6	62	9	1,15	6,9	0,77	11300
3	7	71	11	1,17	8,05	0,73	—
4	9	82	15	1,18	10,35	0,70	11400
5	10	97	20	1,20	11,5	0,57	—
6	11	117	28	1,24	12,6	0,45	10100
7	12	145	32	1,22	13,8	0,43	—
8	13	177	32	1,18	14,5	0,45	8300
9	14	209	29	1,14	16,5	0,47	—
10	10	238	14	1,06	11,5	0,50	8000
11	0	252	8	1,03	0,0	0,0	—
12	0	260	0	0,00	0,0	0,0	7800

* При периодическом 12-часовом выращивании дрожжей прирост их составлял разность между весом их к концу каждого часа и весом общего их количества, накопившегося за предшествующий час.

Одновременно производилось обследование морфологии дрожжевых клеток — определялось соотношение клеток разной величины и подсчитывался объем 100 клеток.

Данные по удельному расходу сахара в ходе периодического выращивания дрожжей показывают, что прирост массы дрожжей в этих условиях обеспечивается источником углерода — сахаром, необходимым для быстрого роста дрожжей в обильно аэрируемой среде (440 мг сахара на 1 г прессованных дрожжей). Тем не менее размеры клеток дрожжей к 7-му часу уменьшаются; снижается и скорость прироста биомассы, что может быть обусловлено недостатком других питательных веществ среды — расходом мелассы — в часы наиболее бурного развития дрожжей — (от 6 до 8-го часа (рис. 1).

Можно предположить, что замедление и, наконец, полное прекращение прироста биомассы к концу 12-часового выращивания связано с не-

достатком питательных веществ, поступающих в клетку, что установлено последующими прямыми опытами, направленными на изучение морфологии дрожжей в сопоставлении со скоростью их роста в проточной культуре.

Выявление взаимосвязи морфологических изменений дрожжей с их физиологическими свойствами представляет большой интерес, поскольку скорость роста и размножения дрожжей в средах постоянного состава можно быстро определять путем микроскопирования и подсчета клеток

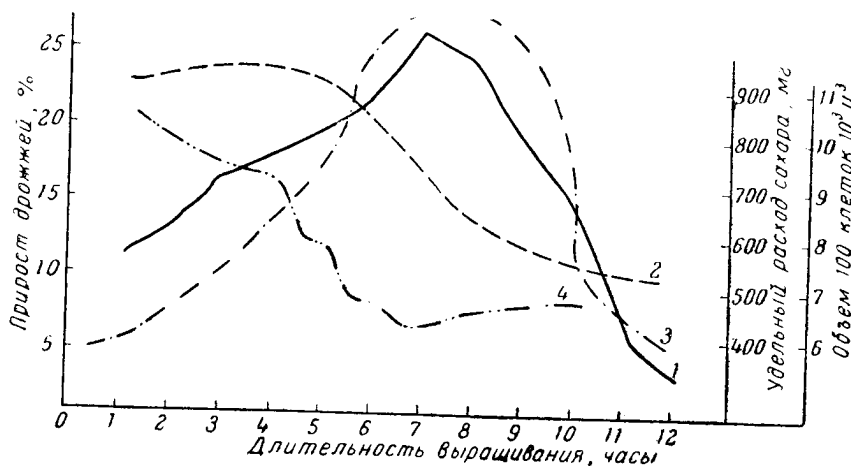


Рис. 1. Изменение скорости роста дрожжей в процессе периодического выращивания:

1 — удельный прирост дрожжей; 2 — объем 100 клеток; 3 — прирост дрожжей в граммах; 4 — удельный расход сахара

разного размера. Поэтому в последующих сериях опытов нами сопоставлены размеры клеток с их генеративной активностью методом микрокультуры. Контролем служили определение количества образованной биомассы в аппарате и вес дрожжей в среде, ежедневно оттекающей из аппарата в количестве 15—17% от общего ее объема.

Испытывались два различных режима питания дрожжей. Для этого ежедневно поступали в аппарат мелассовые растворы в разном количестве. В одних опытах в дрожжерастильный аппарат поступало около 30 г мелассы и соответствующее количество питательных веществ, в других — количество мелассы составляло 55—60 г и соответственно больше поступало и всех других компонентов среды. Таким образом, дрожжи, выращенные по общепринятому режиму в течение 10 час., затем длительно культивировались в проточной культуре с обильной аэрацией среды в питательных средах различной концентрации. В процессе опыта произведен расчет расхода сахара на 1 г вновь образовавшейся биомассы (табл. 2).

При выращивании дрожжей в разбавленных растворах расход сахара хотя и соответствовал теоретическому (450—480 мг на 1 г выросшей дрожжевой массы), тем не менее наблюдалось уменьшение размеров дрожжевых клеток и снижался темп роста дрожжей: удельный прирост дрожжевой массы с 1,17 снизился до 1,1. Соответственно уменьшилось общее количество дрожжей в аппарате (с 240 до 205 г.). Увеличение срока выращивания дрожжей при этом режиме питания привело к накоплению в среде мелких, не способных к быстрому росту клеток, обра-

зующих в микрокультуре через 6 час. мелкие колонии из нескольких клеток (рис. 2, 3 и 4, А). Процесс выращивания дрожжей приостанавливался к 40-му часу.

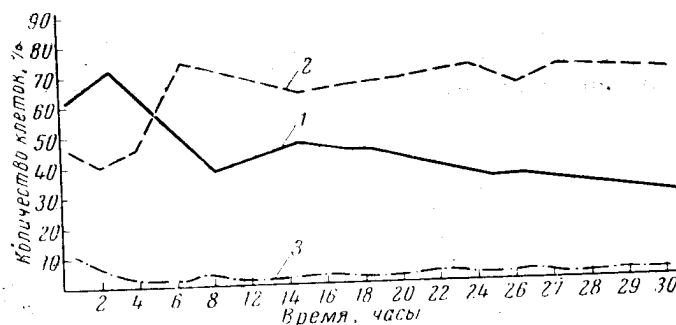


Рис. 2. Соотношение числа дрожжевых клеток разного размера при недостатке питания.
1 — средние; 2 — мелкие; 3 — крупные.

При выращивании дрожжей в средах с более высокой концентрацией питательных веществ через 40 час. преобладали дрожжевые клетки средних и крупных размеров, обладающие должной генеративной активностью в микрокультуре (рис. 4, Б). Расход сахара в условиях этих опытов составлял 640—670 мг на 1 г накапливающейся биомассы; общее количество дрожжей в аппарате составляло постоянную величину (255—253 г.), удельный прирост дрожжей также характеризовался одной и той же величиной (1,17).

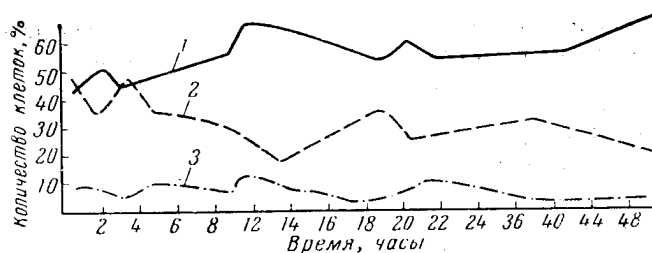


Рис. 3. Соотношение дрожжевых клеток разного размера при нормальном питании. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

Таким образом, найденный режим питания дрожжей в мелассовых растворах позволяет длительно культивировать дрожжи по воздушно-приточному методу.

При длительном культивировании дрожжей в приточной культуре наблюдались характерные изменения величины клеток при недостаточной концентрации питательных веществ, в то время как должная концентрация приводила к длительному новообразованию активно растущих клеток более крупного размера.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что удельный расход сахара на прирост биомассы весьма значителен — 630—650 мг; по-види-

Таблица 2

Изменение объема дрожжевых клеток в сопоставлении со скоростью роста биомассы и удельным расходом сахара

Часы	Недостаточная концентрация питательных веществ				Достаточная концентрация питательных веществ			
	удельный расход сахара, г/г	объем 100 клеток, μ^3	количество дрожжей, г		удельный расход сахара, г/г	объем 100 клеток, μ^3	количество дрожжей, г	
			в аппарате	в оттекающей среде			в аппарате	в оттекающей среде
12	0,43	8500	240	36	0,64	8500	255	44
14	0,45	9000	236	31	0,65	9000	253	43
16	0,45	7700	231	25	0,67	9300	260	45
18	0,48	7000	225	24	0,65	9500	253	43
20	0,55	6800	217	25	0,64	9400	255	44
22	0,58	6500	209	22	0,66	9200	258	45
24	0,60	6200	205	20	0,65	9200	253	43

мому, накопление дрожжевых клеток, способных к длительному росту, может происходить не только при избытке сахара в условиях спиртового брожения. Для подтверждения этого предположения была поставлена

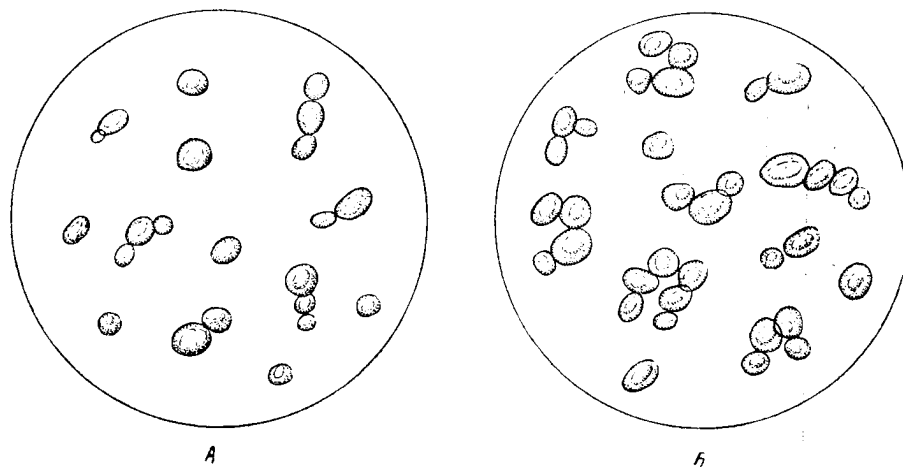


Рис. 4. Генеративная активность дрожжей:

А — при недостатке питания; Б — при нормальном питании. Рост дрожжей в микрокультуре — посев пробы через 30 час. выращивания дрожжей в проточной культуре.

дополнительная серия опытов выращивания дрожжей на мелассовых растворах одной и той же (установленной выше) оптимальной концентрации (при среднем разбавлении мелассы 1 : 17), но в условиях различной дозировки кислорода в среде. Вследствие этого при недостатке аэрации среды в первых опытах накапливалось 30—32 г/л дрожжей и часть сахара сбраживалась на спирт; в других опытах накапливалось дрожжей 50—55 г/л; в первом случае выход дрожжей на сахар составлял не более

Таблица 3

Расход сахара на 1 г прессованных дрожжей при выращивании дрожжей с мелассовых растворах с высокой концентрацией питательных веществ при различной аэрации среды

Часы	Слабая аэрация (опыт 1)							Обильная аэрация (опыт 2)						
	Расход мелассы		Потреблено сахара, г	Количество дрожжей, г		Удельный прирост дрожжей	Расход сахара, г/г	Расход мелассы		Потреблено сахара, г	Количество дрожжей, г		Удельный прирост дрожжей	Расход сахара, г
	%	г		всего	прирост			%	г		всего	прирост		
1	10	44	22	66	6	0,90	3,0	5	22	10	66	13	1,15	0,70
2	5	22	10	70	8	1,14	1,2	5,5	24	11	79	17	1,17	0,70
3	5	22	10	80	19	1,12	0,6	7,0	31	24	96	19	1,23	0,53
4	5	22	10	99	23	1,29	0,5	8,0	35	16	115	28	1,25	0,51
5	10	44	20	122	25	1,20	0,8	8,5	37	17	143	36	1,25	0,47
6	10	44	20	147	34	1,23	0,6	11	49	23	179	46	1,25	0,50
7	12	54	24	181	37	1,20	0,7	12	53	24	225	49	1,22	0,45
8	13	56	26	218	38	1,18	0,7	13	57	26	274	60	1,22	0,44
9	15	66	30	256	28	1,11	1,0	14	60	29	334	64	1,19	0,44
10	15	66	30	284	14	1,05	2,0	13	57	26	398	66	1,08	0,43
11	0	00	00	298	2	1,01	0	3	15	7	464	36	1,08	0,50
12	0	00	00	300	0	0	0	0	0	0	500	0	0	0
Всего	—	440	—	300	—	—	—	—	440	—	500	—	—	—

200

Е. А. Павлов

100%; во втором — в условиях обильной аэрации среды он превышал 200%. Таким образом, первая партия дрожжей культивировалась в относительно концентрированных средах, в условиях частичного сбраживания сахара, вторая — была получена в условиях почти полной ассимиляции сахара на компоненты протоплазмы и прирост биомассы. Полученные образцы дрожжей использовались как посевные в опытах выращивания дрожжей и оценивались по генеративной активности и скорости роста (табл. 3).

Два образца дрожжей были получены при одних и тех же условиях питания в процессе выращивания. Концентрация питательных веществ, таких как сахара, зольные и ростовые вещества, микроэлементы, составляла в среднем одну и ту же величину, так как в этих опытах в течение 12 час. расходовалось по 440 г одной и той же мелассы со средним ее разбавлением водой в соотношении 1 : 17. Количество воздуха, расходуемого на аэрацию среды, в первом опыте было вдвое меньше, чем во втором, что привело к накоплению 300 г дрожжей в первом случае, и к 500 г — во втором (табл. 3); удельный расход сахара во втором опыте в стадии интенсивного роста дрожжей составлял 440—450 мг на 1 г прессованных дрожжей. В первом опыте сахар расходовался в большом избытке к весу растущих дрожжей и составлял 700—850 мг на 1 г дрожжей. Таким образом, в первом опыте наряду с накоплением дрожжей происходило сбраживание сахаров, во втором — сахар расходовался в основном на построение биомассы.

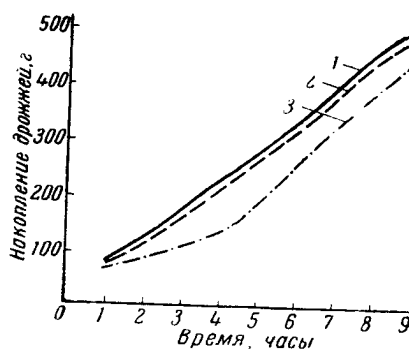


Рис. 5. Скорость роста дрожжей, выращенных в мелассовых растворах разной концентрации:

1 — дрожжи № 1; 2 — № 2; 3 — № 3. Концентрация мелассы для 1 и 2 — 1 : 17, для 3 — 1 : 28.

В целях изучения скорости роста этих двух образцов, они использовались для последующих опытов выращивания дрожжей на мелассовых средах, причем скорость накопления массы того и другого образца не представляла существенного различия (рис. 5). Это позволяет утверждать, что для длительного культивирования дрожжей основным условием сохранения способности к быстрому новообразованию клеток является оптимальная концентрация всех компонентов среды.

ВЫВОДЫ

1. «Естественное старение» дрожжей-сахаромицетов, наблюдающееся при их выращивании на полноценных мелассовых растворах, обусловлено недостатком питательных веществ в среде в стадии бурного роста дрожжей.

2. При поступлении в дрожжевые клетки недостаточного количества питательных веществ при наличии обильной аэрации среды вновь образующиеся дрожжевые клетки претерпевают глубокие изменения: нормальный рост молодых клеток нарушается, в среде накапливаются мелкие клетки, не способные к быстрому размножению.

3. При культивировании дрожжей по воздушно-приточному методу сахаромицеты могут длительно размножаться с постоянной скоростью

прироста биомассы при условии правильной дозировки питательных веществ, рассчитанной как на прирост дрожжей, так и на обменные реакции растущей дрожжевой массы.

4. Экспериментально найдена дозировка полноценной мелассовой среды, способствующая длительному сохранению скорости роста сахаромицетов. Оптимальное среднее разбавление мелассы водой составляет 1 : 17. Существенным является должная концентрация минеральных и ростовых веществ и микроэлементов. Количество сахара в мелассовых средах не должно быть ниже 440 мг на 1 г дрожжей, выращиваемых в аппарате за 1 час. При избытке сахара часть его может расходоваться на спиртовое брожение, однако интенсивность размножения дрожжей не зависит от интенсивности брожения.

Э. Э. Друблянец, Н. И. Ткаченко, З. Т. Иванова

ОСОБЕННОСТИ СБРАЖИВАНИЯ ДРЕВЕСНЫХ ГИДРОЛИЗАТОВ ДРОЖЖАМИ *SCHIZOSACCHAROMYCES POMBE*

(Всесоюзный научно-исследовательский институт
гидролизной и сульфитно-спиртовой промышленности)

Сбраживание древесных гидролизатов на спирт в гидролизной промышленности осуществляется непрерывным способом брожения с использованием различных рас *Sacch. cerevisiae*.

Длительное использование этих дрожжей в бродильных чанах заводов способствовало успешному приспособлению их к существованию в специфических условиях древесных гидролизатов. Перевод производственного брожения на отселекционированные лучшие расы *Sacch. cerevisiae* (Ленинградская 33, Канская 2, Архангельская и др.) способствовал повышению выхода спирта, приросту дрожжей и сокращению продолжительности брожения.

В последние годы (с 1949 г.) отмечается появление в бродильных чанах нового, спонтанно развивающегося возбудителя брожения из рода *Schizosaccharomyces*.

Появление нового продуцента спирта наблюдается на заводах, расположенных в разных климатических условиях. Так, новые дрожжи полностью вытеснили активные местные расы *Sacch. cerevisiae*, на которых заводы беспрерывно работали в течение 7—9 лет, на Хорском (Дальний Восток, Хабаровский край), Канском (Восточная Сибирь, Красноярский край) и Архангельском гидролизных заводах. *Sacch. cerevisiae*, на которых было начато производственное брожение на новом Косвинском гидролизном заводе (Средний Урал, Пермская область), оказались через год вытеснены родом *Schizosaccharomyces*.

Значительное развитие этот род дрожжей получил также в бродильных чанах Ленинградского, Саратовского и Сегежского (Карельская АССР) гидролизных заводов. Содержание *Schizosaccharomyces* в производственных дрожжах в этих случаях достигало 5—15%, но в дальнейшем наблюдалось их отмирание.

Новые дрожжи были выделены и определены как *Schizosacch. Pombe* (рис. 1).

В производственных бражках, как и на солодовом сусле, в основном наблюдались длинные палочки размером 18×3 — 4 и 20×4 м. Реже встречались более длинные палочки — 26×4 — и короткие — 10×4 м.

Появление *Schizosacch. Pombe* в бродильных чанах различных гидролизных заводов в качестве возбудителя производственного спиртового брожения ставит под сомнение господствующее в литературе представление о том, что этот род дрожжей встречается в тропическом, субтропиче-

ском и умеренном климатах. Становится ясным, что эти дрожжи появляются и в более суровых климатах — континентальном, резкоконтинентальном и северных частях умеренного.

Кроме того, эти дрожжи способны развиваться не только на заторах из пищевого сырья (солодовых, картофельных, зерновых, просяных, из сахарного тростника), на плодово-ягодных соках, фруктовых тестах и конфетных массах (Непомнящая и Рубанович, 1938; Стадниченко, 1940), но и на искусственных, более бедных питательных субстратах, какими являются древесные гидролизаты.

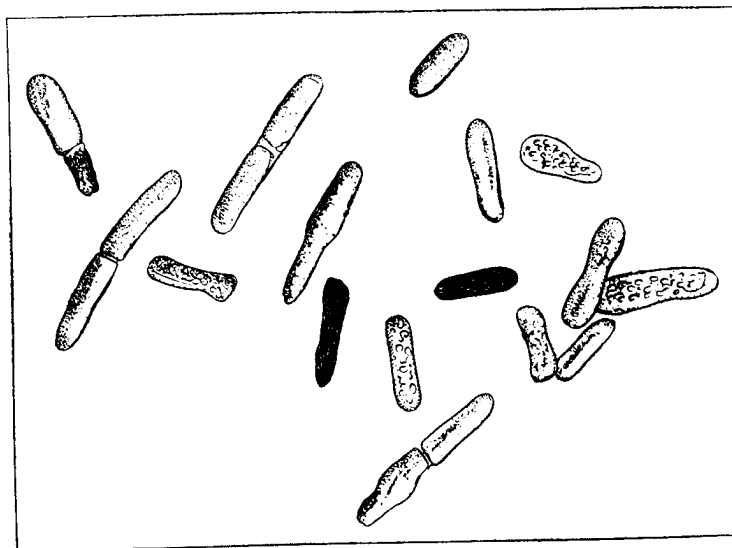


Рис. 1. *Schizosacch. Pombe* на гидролизате

По литературным данным, дрожжи из рода *Schizosaccharomyces* различно оцениваются как возбудители спиртового брожения: в то время, как одни авторы (Щербаков и Попова, 1934; Ситников, 1937; Крючкова и Фишер, 1951; Кудрявцев, 1954) признают их активными спиртообразователями, другие (Schukow, 1896; Киров и Лещинская, 1937; Комарова, 1937; Чаленко, 1941) указывают на пониженный выход спирта у этих дрожжей по сравнению с *Sacch. cerevisiae* и *Sacch. ellipsoideus*. Использование *Schizosacch. Pombe* в смеси с *Sacch. cerevisiae* во многих случаях давало лучшие результаты, чем каждая из испытанных рас в отдельности. *Schizosacch. Pombe*, развивающиеся на древесных гидролизатах (кедровых, сосново-лиственных) и вытеснившие из бродильных чанов *Sacch. cerevisiae*, являются энергичными спиртообразователями, которые из равных количеств сброженного сахара (РВ) дают более высокий выход спирта, нежели активные производственные расы *Sacch. cerevisiae* (табл. 1).

Так, *Schizosacch. Pombe* из 100 кг сброженного сахара дают 57—59 л спирта, *Sacch. cerevisiae* — 52—54 л.

Потребление сахара и образование спирта в процессе брожения протекает гораздо активнее у *Schizosacch. Pombe*.

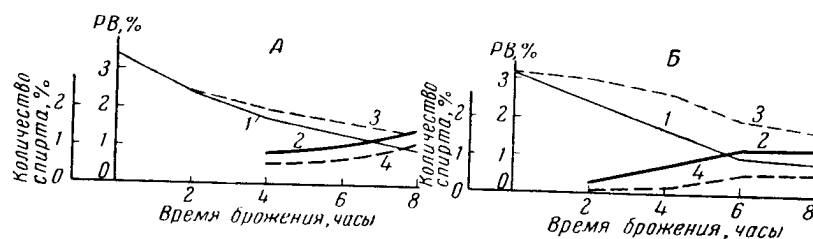
Проводились наблюдения за скоростью сбраживания кедрового гидролизата обоими родами дрожжей. Из производственных рас *Sacch. cerevisiae* использовались две: активная, сбраживающая галактозу (Ленинградская 33), и более слабая, не сбраживающая этот сахар (Хорская).

Таблица 1

Сбраживание гидролизата в заводских условиях разными дрожжами

Дрожжи	Суело			Бражка					Выход спирта из 100 кг сахара, л
	pH	Кислотность, мл 0,1н. NaOH на мл бражки	РВ, %	pH	Кислотность, мл 0,1н. NaOH	РВ, %	Сброжено РВ, %	Спирт, %	
<i>Sacch. cerevisiae</i>	4,2	20	2,54	4,6	17	0,60	1,94	1,92	52,5
<i>Schizosacch. Pombe</i>	4,2	20	2,49	3,9	27	0,54	1,95	1,14	58,7

Дрожжи вносились в гидролизат в количестве 10 г/л. Через каждые 2 часа в бражке определялись сахар и спирт. Результаты опытов представлены на рис. 2.

Рис. 2. Динамика сбраживания гидролизата *Schizosacch. Pombe* и некоторыми производственными расами:

А — *Sacch. cerevisiae* (раса Ленинградская 33); Б — *Sacch. cerevisiae* (раса Хорская)
1 и 3 — потребление сахара; 2 и 4 — образование спирта; 1 и 2 — у *Schiz. Pombe*;
3 и 4 — у *Sacch. cerevisiae*.

Как видно, шизосахаромикеты энергичнее потребляют сбраживаемый сахар древесного сусла и быстрее образуют спирт, нежели сахаромикеты. Последние могут достичь той же концентрации спирта при удлинении срока брожения до 24 час.

В производственных условиях при использовании непрерывных способов брожения спиртообразование у шизосахаромикетов протекает еще активнее: почти весь сбраживаемый сахар оказывается мобилизован этими дрожжами, как только дрожжевая суспензия попадает в гидролизат, а окончательная концентрация спирта в бражке устанавливается в бродильной батарее через 3—3,5 часа.

Установлено, что 1 кг дрожжевой массы *Schizosacch. Pombe* в производственных условиях сбраживает 10—12 кг сахара в сутки, в то время как *Sacch. cerevisiae* в этих же условиях может сбродить 7,5 кг.

Важно было установить, не происходит ли повышенного выхода спирта за счет сбраживания других углеводов гидролизата, кроме гексоз.

Давно известно, что род *Schizosaccharomyces* производит более глубокое сбраживание пивного сусла, чем *Saccharomyces*, используя при этом не только ди- и трисахариды, но и более сложные углеводы (Кудрявцев, Агатов и Клопковская, 1947).

Schizosacch. Pombe, вытеснившие из бродильных чанов гидролизных заводов *Sacch. cerevisiae*, также способны глубоко выбраживать пивное сусло с образованием высоких концентраций спирта.

Ниже приводятся данные (табл. 2) по сбраживанию пивного сусла наиболее активными расами обоих родов дрожжей. Определение углеводов

ных групп в пивном сусле до брожения и по окончании его производилось без гидролиза и после гидролиза 1%-ной HCl в течение 5 мин. при 70° и 3 час. в кипящей водяной бане.

Таблица 2

Сбраживание углеводов пивного сусла производственными расами
Schizosacch. Pombe и *Sacch. cerevisiae* (в %)

Дрожжи	Углеводы до брожения			Углеводы после брожения		Спирт. объемн. %
	без гидролиза	после 5 мин. гидролиза в 1%-ной HCl	после 3 час. гидролиза в 3%-ной HCl	без гидролиза	после 3 час. гидролиза в 3%-ной HCl	
<i>Sacch. cerevisiae</i>	3,76	4,41	8,24	2,73	3,97	2,34
<i>Schizosacch. Pombe</i>	3,76	4,41	8,24	3,43	5,94	3,30

Углеводная часть древесных гидролизатов состоит из гексоз, пентоз и мало изученных углеводов, инверсия которых в 2%-ной серной кислоте в течение 3 час. в кипящей бане увеличивает количество сбраживаемого сахара в древесном сусле (Беляевский, 1955). Иногда дополнительный гидролиз в указанных условиях не приводит к приращению сахара в гидролизате, но при сбраживании такого сусла выход спирта увеличивается (табл. 1, опыт 2). Видимо, неинвертированный полисахарид обладает редуцирующей способностью и определяется в гидролизате без инверсии. При инверсии он переходит из несбраживаемой формы в сбраживаемую. Содержание неинвертированного сахара в древесном сусле колеблется от 0 до 15%.

Чтобы выявить способность шизосахаромицетов сбраживать полисахариды гидролизата, эти дрожжи засеивались на неинвертированные и инвертированные древесные сусла (табл. 3).

Таблица 3

Сбраживание неинвертированного и инвертированного гидролизата *Schizosacch. Pombe*

№ опыта	Гидролизат	РВ до брожения, %	После брожения	
			РВ, %	спирт, объемн. %
1	До инверсии	2,54	0,70	1,10
	После .	2,70	0,69	1,14
2	До инверсии	3,68	1,38	1,29
	После .	3,68	1,38	1,45

Как следует из наблюдений, шизосахаромицеты не способны сбраживать неинвертированные углеводы.

Получение более высоких выходов спирта при сбраживании гидролизатов этими дрожжами объясняется, видимо, тем, что в данном случае

процесс спиртообразования протекает без накопления такого количества побочных продуктов, которое наблюдается при использовании *Sacch. cerevisiae* (Утенкова-Ранцан, 1954).

Интересно также отметить, что спиртообразование на гидролизате протекает в разных условиях кислотности, в зависимости от применяемых дрожжей (табл. 1). Кондуктометрическим титрованием установлено содержание свободных и связанных органических кислот в бражке, а также общее их количество (рис. 3).

Schizosacch. Pombe вызывают подкисление бражки. Повышенная кислотность устанавливается в первые часы брожения и обуславливается образованием свободных органических кислот (рис. 2). Сбраживание

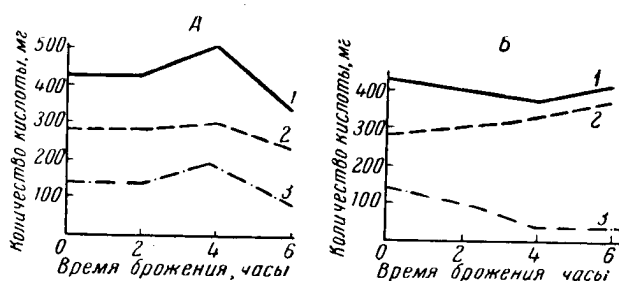


Рис. 3. Кислообразование при сбраживании гидролизата в зависимости от применяемых дрожжей
1 — общее количество кислот; 2 — свободные кислоты;
3 — связанные кислоты
А — *Sacch. cerevisiae* (раса Ленинградская); Б — *Schizosacch. Pombe* (раса Хорская)

гидролизата производственными расами *Sacch. cerevisiae* сопровождается снижением кислотности в бражке в результате потребления органических кислот гидролизата и тех малых количеств органических кислот, которые образуют эти дрожжи в начале брожения.

Большое влияние на выход спирта и размножение дрожжей оказывает начальная кислотность древесного сусла.

Длительные наблюдения за брожением в производственных условиях, вызываемым *Schizosacch. Pombe*, указали на возможность переработки гидролизатов даже с $pH=3,9$.

Наиболее активное вытеснение сахаромисетов из бродильных чанов происходило также при сбраживании гидролизатов с $pH=3,9$. *Sacch. cerevisiae* активнее бродят при $pH=4,2-4,5$; при этой кислотности ведется брожение на гидролизных заводах.

Влияние pH на выход спирта и размножение дрожжей изучалось также в лабораторных условиях. Дрожжи, выращенные на смеси гидролизата и пивного сусла, вносились в гидролизаты разной кислотности в количестве 15—18 г/л. Брожение шло при температуре 32—33°. Сразу по окончании бражки отделялась на центрифуге от дрожжей, которые вновь заливались свежим гидролизатом с нужным pH , подогретым до указанной температуры.

Таким образом, на одних и тех же дрожжах ставилось несколько брожений, что позволяло более полно выявить значение исследуемого фактора при длительном его воздействии. При этом было отмечено, что активное брожение *Schizosacch. Pombe* производят в достаточно широком интервале pH — от 3,9 до 4,4.

Однако продолжительное ведение брожения при $pH=3,8-3,9$ задерживает размножение дрожжей; возрастает количество мертвых клеток.

Повышение кислотности гидролизата до $pH=3,9$ у *Sacch. cerevisiae* даже на несколько часов сопровождается большим недобродом и значительным отмиранием клеток.

Появление в бродильных чанах гидролизных заводов дрожжей из рода *Schizosaccharomyces* чаще всего наблюдается в теплое время года. В этот период в бродильные отделения, как правило, поступает сусло с повышенной температурой до $33-35^{\circ}$.

В тех редких случаях, когда заселение бродильных чанов родом *Schizosaccharomyces* происходило не в теплое время года, установлено, что в этот период на заводе производилось сбраживание гидролизатов с повышенной температурой.

В табл. 4 приводятся данные о влиянии различных температур на сбраживание сахаров, выход спирта и размножение дрожжей при переработке гидролизата.

Опыты ставились по описанной выше методике.

Таблица 4

Влияние температуры брожения на выход спирта (в %;
РВ в сусле 2,87%)

Температура брожения, град.	Бражка				
	II брожение		VI брожение		
	РВ	спирт	РВ	спирт	прирост дрожжей
23 — 30	0,77	1,27	0,60	1,28	131,0
33 — 34	0,54	1,29	0,56	1,30	142,0
35 — 37	0,54	1,31	1,40	0,66	—30,0

В первых брожениях, как следует из таблицы, повышение температуры способствовало увеличению концентрации спирта в бражке. Лучшие результаты получены при ведении брожения при $36-37^{\circ}$. Гибельное влияние этой температуры сказывается позже. В VI брожении наблюдается массовое отмирание дрожжевых клеток, повышается недоброд и резко снижается концентрация спирта в бражке.

Наиболее благоприятна для брожения и размножения этих дрожжей температура $33-34^{\circ}$. Выход спирта в этом случае высок и устойчив, а прирост дрожжей составляет 142%.

Понижение температуры до $29-30^{\circ}$ и, в особенности, до $25-27^{\circ}$ вызывает ухудшение показателей по брожению и задерживает размножение шизосахаромисетов. Кроме того, снижение температуры брожения до $25-27^{\circ}$ приводит к появлению в заводских бродильных чанах энергично размножающихся сахаромисетов.

Schizosacch. Pombe размножаются медленно. В активно бродящем гидролизате в заводских условиях насчитываются 4—5% клеток в состоянии деления, в то время как при использовании *Sacch. cerevisiae* в качестве возбудителя производственного брожения в состоянии почкования находится 18—25% дрожжевых клеток.

За 4—5 суток при непрерывном брожении прирост массы *Schizosaccharomyces* составляет 125—142%. При бесперебойной работе бродильного отделения этот прирост вполне компенсирует естественное отмирание и производственные потери дрожжей. Нарушения технологи-

ческого режима — несвоевременная подача сусла, удлинение времени пребывания дрожжей в выброженной бражке, также как длительное повышение температуры брожения или высокая кислотность приводят к резкому увеличению мертвых клеток и к недостатку дрожжей на производстве. Особенно большое влияние оказывает нарушение режима питания дрожжей.

Наращивание *Schizosacch. Pombe* в дрожжематочных отделениях по режиму, принятому для размножения дрожжей в спиртовой промышленности, протекает крайне медленно.

Иное наблюдается при сбраживании гидролизатов *Sacch. cerevisiae*.

За те же 4—5 суток в условиях брожения нарастает 190—200% дрожжевой массы. Появляются избыточные дрожжи, которые систематически выводятся из бродильных чанов, и возникает вопрос о рациональном использовании этого отхода бродильного отделения.

Накопление для производственных целей нужного количества *Schizosacch. Pombe* является очень трудоемким и длительным процессом для промышленности, в то время как наращивание *Sacch. cerevisiae* не представляет затруднений. *Schizosacch. Pombe* весьма неустойчив при хранении. Гидролизная промышленность не располагает в настоящее время надежными способами хранения больших количеств этих дрожжей. Успешно применяемые для *Sacch. cerevisiae* способы хранения отмытых дрожжей под водой или в прессованном виде в холодильниках при +4° оказываются не пригодными для *Schizosacch. Pombe*. В этих условиях через 2—4 суток остаются единичные живые клетки.

Таким образом, при рассмотрении вопроса о развитии обоих родов дрожжей на древесном сусле частично уже выясняются причины, способствующие вытеснению из бродильных чанов гидролизных заводов испытанных производственных рас сахаромисетов шизосахаромисетами.

Главная из этих причин заключается в том, что шизосахаромисеты, являясь энергичнейшими спиртообразователями, сразу овладевают всем сбраживаемым сахаром и ставят сахаромисеты в условия полного голодания. На это указывает также микроскопическая картина: как только в бражке появляются шизосахаромисеты, оболочка сахаромисетов утолщается, протоплазма приобретает вначале крупнозернистое строение, затем комковатое и окрашивается в бурый цвет, а клетки собираются в хлопья и выпадают в осадок.

Особенно энергично потребление сахара и образование спирта у шизосахаромисетов протекает в условиях непрерывного брожения.

Существенным преимуществом шизосахаромисетов является также способность развиваться в гидролизатах с повышенной кислотностью и температурой, в то время как для сахаромисетов эти условия губительны.

И, наконец, продукты жизнедеятельности шизосахаромисетов, развивающиеся на гидролизатах, являются токсическими для сахаромисетов.

Было замечено, что пивное и древесное сусло, сброженное шизосахаромисетами, теряет приятный солодовый или фруктовый запах, характерный для бражек, полученных на сахаромисетах. Солодовое сусло приобретает при этом «пустой» вкус.

Для выяснения вопроса о том, как влияют продукты жизнедеятельности шизосахаромисетов и сахаромисетов друг на друга, опыт ставился следующим образом. Гидролизат сбраживался отдельно обоими родами дрожжей. Затем бражка освобождалась от дрожжевых клеток центрифугированием или фильтрацией, и в фильтрат добавлялось 2,0—2,5% глюкозы.

Производился посев сахаромикетов и шизосахаромикетов на бражку, выброженную сахаромикетами, а также на бражку, полученную от сбраживания шизосахаромикетами.

Результаты опытов представлены в табл. 5.

Таблица 5

Влияние продуктов жизнедеятельности шизосахаромикетов
и сахаромикетов на выход спирта (в %)

Дрожжи в фильтрате	Посев в бражку, выброженную			
	сахаромикетами		шизосахаромикетами	
	РВ	спирт (объем)	РВ	спирт (объем)
Исходная среда	2,47	1,21	2,45	1,27
<i>Sacch. cerevisiae</i>	0,55	2,25	0,75	1,44
<i>Schizosacch. Pombe</i>	0,55	2,27	0,53	2,27

Глюкоза, внесенная в бражку, полученную от сбраживания гидролизатов сахаромикетами, полностью сбраживается (остаточное РВ=0,55—0,53% представляют пентозы гидролизата) с хорошим выходом спирта обоими родами дрожжей. Также хорошо сбраживается шизосахаромикетами глюкоза, внесенная в бражку, полученную от этих же дрожжей. Деятельность сахаромикетов в последнем случае резко угнетается продуктами обмена шизосахаромикетов: несколько задерживается усвоение глюкозы и полностью подавляется активность зимазного комплекса. Микроскопия указывает также на резкие нарушения жизненных процессов сахаромикетов: протоплазма приобретает зернистое строение, оболочка клеток утолщается, содержание мертвых клеток увеличивается.

Вредное действие продуктов обмена шизосахаромикетов является еще одним преимуществом этих дрожжей, обуславливающим перевес их при совместном выращивании с сахаромикетами. *Schizosacch. Pombe* — ценный производственный микроорганизм, позволяющий гидролизной промышленности значительно повысить выход спирта из древесины. Использование им в качестве производственного возбудителя спиртового брожения представляет ряд существенных затруднений. Эти дрожжи отличаются большой чувствительностью к изменениям температуры и рН сусла, к перебоям в подаче сусла в бродильные чаны, медленно размножаются в процессе брожения и при специальном наращивании их в дрожжанках и, наконец, крайне не устойчивы при хранении во время остановок завода.

Перед гидролизной промышленностью стоит насущная потребность в наиболее полном изучении и освоении этого высокопродуктивного микроорганизма.

ВЫВОДЫ

1. *Schizosacch. Pombe* имеет широкое распространение в производствах и встречается не только в тропическом, субтропическом и умеренном климатах, но и в более суровых условиях — в континентальном и резко-континентальном климатах (Дальний Восток, Восточная Сибирь, Поволжье, Карельская АССР, Средний Урал).

Этот род дрожжей способен развиваться не только на заторах из пивного сырья (картофельных, зерновых, просячих, из сахарного трост-

ника), на плодоягодных соках, фруктовых тестах и конфетных массах, но и на искусственных, более бедных питательных субстратах, какими являются древесные гидролизаты.

2. *Schizosacch. Pombe*, развивающиеся на гидролизате и вытесняющие из бродильных чанов активные расы *Sacch. cerevisiae*, энергичные продуценты спирта.

3. Вытеснение *Sacch. cerevisiae* из бродильных чанов дрожжами *Schizosacch. Pombe* объясняется тем, что последние быстро потребляют сахар, устойчивы к повышенной кислотности сусла, имеют более высокий температурный оптимум, продукты жизнедеятельности их оказывают вредное действие на развитие *Sacch. cerevisiae*.

4. Как возбудитель производственного брожения этот род дрожжей обладает некоторыми существенными недостатками: медленно размножается, чувствителен к изменениям технологического режима, неустойчив при хранении.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляевский И. А. Методы определения неинвентированного сахара. Гидролизная и лесохимическая промышленность, 1955, № 1, стр. 30.
- Киров А. А. и Лещинская С. С. Выбор расы дрожжей для производства спирта в теплое время года. Спиртоводочная промышл., 1937, I, стр. 22.
- Комарова Л. А. О применении смешанных культур дрожжей. Там же. 1937, 9, стр. 15.
- Кудрявцев В. И. Систематика дрожжей. Изд-во АН СССР, 1954, стр. 339.
- Кудрявцев В. И., Агапов П. А. и Клопковская К. И. Об углеводном составе пивного сусла и о сбраживании декстринов дрожжами. Микробиология, 1947, т. XVI, вып. 2, стр. 155.
- Крючкова А. П. и Фишер П. Н. Сбраживание древесных гидролизатов дрожжами из рода *Schizosaccharomyces*. Гидролизная промышл. СССР, 1951, 3, стр. 4.
- Непомнящая М. Л. и Рубанович А. Р. Порча конфет, вызванная дрожжами. Микробиологічний журнал, 1938, т. V, вып. 2, стр. 107.
- Ситников А. П. Смеси дрожжей. Спиртоводочная промышл., 1937, 4, стр. 13.
- Стадниченко М. В. К вопросу о распространении дрожжей из рода *Schizosaccharomyces*. Микробиологічний журнал, 1940, т. VI, вып. 4, стр. 101.
- Утенкова-Раница В. А. О выходе спирта при дрожжевом брожении. Микробиология, 1954, т. XXIII, вып. 1, стр. 64.
- Чаленко Д. К. Причины понижения кислотности при брожении плодовых вин. Тр. Центр. биохимической лаборатории. Пищепромиздат, 1941, вып. I, стр. 92.
- Щербakov М. Ф. и Попова Е. М. Делящиеся дрожжи *Schizosaccharomyces Mosquien* и их применение в технике. Микробиология, 1934, т. III, вып. 3, стр. 392.
- Schukow J. Gähr- und Konkurrenzversuche mit verschiedenen Hefe. Koch's Jahresbericht, 1896, p. 104.

С. Л. Бринберг, Е. И. Сурикова, В. А. Северин,
О. З. Грабовская и Т. И. Гринюк

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ШТАММОВ *ACTINOMYCES STREPTOMYCINI* В СВЯЗИ С БИОСИНТЕЗОМ СТРЕПТОМИЦИНА

(Всесоюзный научно-исследовательский институт антибиотиков)

Увеличение промышленного выпуска антибиотиков в значительной степени является результатом применения новых, более активных штаммов. Естественно, что изменения свойств продуцентов, происходящие в процессе селекции, особенно при использовании сильнодействующих факторов, касаются не только признака антибиотикообразования, но и ряда других физиологических, биохимических, морфологических и культуральных признаков. Поэтому для полного выявления потенциальных возможностей новых высокопродуктивных штаммов, в отношении образования антибиотика, в ряде случаев возникает необходимость в изменении условий их культивирования. Для выяснения специфических требований новых штаммов к условиям их культивирования весьма перспективным является метод сравнительного физиологического исследования, который широко применялся на протяжении последних лет в отделе физиологии ВНИИА (Мельникова и Сурикова, 1957; Левитов, Германова и др., 1958).

В настоящей статье суммированы результаты, полученные при физиологическом изучении двух штаммов вида *Act. streptomycini*, которые использовались при промышленном получении стрептомицина на протяжении последних лет, и приведена сводка экспериментальных данных, более подробно изложенных в отдельных сообщениях.

МЕТОДИКА

Были использованы два штамма *Act. streptomycini* Kras.— В-178 и ЛС-1 в виде культур на гороховом агаре. В процессе данного исследования, продолжавшегося в течение нескольких лет, штамм В-178 понизил исходную активность, в связи с чем в некоторых экспериментах, проводившихся в последний период работы, наблюдался более низкий уровень накопления стрептомицина (рис. 3 и табл. 4).

Опыты проводились в колбах Эрленмейера на 750 мл со 100 мл среды. Культуры выращивались на качалке с числом оборотов в 220 в мин., при температуре 27—28°. Посевной материал выращивался на соевой среде (см. табл. 1) в две стадии: первая генерация засеивалась спорами и выращивалась в продолжение 72 час., вторая — засеивалась вегетативным мицелием первой генерации в количестве 2—4% и выращивалась 48 час.

Сравнительное физиологическое исследование штаммов *Actinomyces streptomycini* 213

Ферментационные среды засеивались 2—4% посевного мицелия второй генерации.

В зависимости от цели эксперимента в работе использовались среды, состав которых приводится в табл. 1.

Таблица 1

Состав используемых сред (в %)*

Компоненты	Название среды					
	Соевая**	кукурузная (Алесь и др., 1950)	жмыховая (Вселов и др., 1956)	синтетическая № 1 (Севрина и др., 1957)	синтетическая № 2	соевая фильтрованная
Глюкоза	2,0	—	—	2,5	2,0	2,0
Гидрол	—	1,0	1,5	—	—	—
Крахмал	—	1,5	—	—	—	—
Соевая мука	2,0	—	—	—	—	2,0***
Кукурузный экстракт	—	0,5	—	—	—	—
Подсолнечный жмых	—	—	2,0	—	—	—
Сульфат аммония	0,3	0,35	—	0,4	0,3	0,3
Фосфат калия однозамещенный	0,05	—	—	0,05	—	0,025
Хлористый натрий	0,25	0,25	0,5	0,20	0,25	0,25
Карбонат кальция	0,3	0,5	0,3	—	0,3	0,3
Молочная кислота	—	—	—	0,60	—	—
Нитрат натрия	—	—	0,35	—	—	—
Сульфат железа	—	—	—	0,005	—	—
“ магния	—	—	—	0,01	—	—
“ цинка	—	—	—	0,001	—	—
“ марганца	—	—	—	0,005	—	—
Зола соевой муки	—	—	—	—	0,09	—

* Для приготовления указанных сред использовалась водопроводная вода.

** Используемая в работе соевая среда является модифицированной средой Куриловича (Kurilowicz и др., 1954).

*** Нерастворимые части соевой муки после стерилизации отфильтровывались.

В работе использовались следующие методы. Стрептомицин определялся методом диффузии в агар; сахара — методом Шорля; pH — электрометрически; аммонийный азот — методом Конвея или отгонкой в кислоту с последующим титрованием избытка кислоты; сухой вес мицелия — высушиванием при 100—105° отфильтрованного, обработанного 5%-ной соляной кислотой и промытого мицелия.

На среде с соевой мукой за счет ее нерастворившихся частиц результат определения завышается, в связи с чем для некоторых опытов использовалась фильтрованная соевая среда. Фосфор определялся методом Кутнера; жир — методом Готлиба — Розе; интенсивность дыхания культуры — полярографическим методом (Бринберг и Гринюк, 1957). Микроскопическому исследованию подвергались препараты, фиксированные жидкостью Карнуа и окрашенные метиленовой синью; маннозидострептомицин определялся антроновым методом (Савицкая и др., 1955).

Активность каталазы определялась газометрическим методом, по объему выделившегося кислорода. Для анализа использовались 5 мл. культуральной жидкости, отделенной от мицелия, в присутствии фосфатного буфера при pH=7,0. Отсчеты производились через 3 мин. Активность

каталазы выражалась в миллилитрах O_2 на 100 мл культуральной жидкости и на 100 мг сухого веса мицелия. Контролем служила культуральная жидкость, кипяченная в течение 10 мин.

Определение протеолитической активности производилось путем воздействия культуральной жидкости на раствор казеина. Культуральная жидкость, отделенная от мицелия, в количестве 2 мл добавлялась к 2 мл 4%-ного раствора казеина в присутствии 3 мл фосфатного буфера при $pH=7,9$. После выдерживания смеси в течение 3 час. при 37° белки осаждались 5%-ной трихлоруксусной кислотой и в пробах определялся аминный азот методом Попа и Стивенса. Протеолитическая активность выражалась в миллиграммах аминного азота на 100 мл культуральной жидкости и на 100 мг сухого веса мицелия.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнительное физиологическое изучение штаммов *Act. streptomycini* В-178 и ЛС-1 было начато с сопоставления их продуктивности на четырех средах — трех комплексных и одной синтетической. Кукурузная, жмыховая и синтетическая среды были специально подобраны для штамма В-178.

Таблица 2

Накопление стрептомицина на разных средах

Среда	Максимальная активность, мг/мл	
	шт. ЛС-1	шт. В-178
Кукурузная	900	780
Соевая	2300	550
Жмыховая	1100	700
Синтетическая № 1	970	300

Данные, представленные в табл. 2, свидетельствуют о том, что штамм ЛС-1 образует больше стрептомицина, чем штамм В-178 на всех испытанных средах. Однако его продуктивность достигает наиболее высокого уровня лишь на соевой среде.

Соевая среда, обеспечивающая наиболее полное проявление способности штамма ЛС-1 к синтезу антибиотика, отличается от остальных сред как по источнику органического азота и его количеству, так и по источнику углерода. Поэтому в следующих экспериментах изучались потребности обоих штаммов в источниках азота и углерода.

При изучении источников азота для обоих штаммов было показано, что уровень накопления стрептомицина в среде значительно повышается при наличии двух источников азотистого питания: минерального азота в форме соли аммония и органического (Бринберг и др., 1955). Отношение штаммов к форме органического азота оказалось резко различным. Существование этого различия можно было предположить на основании первых опытов, когда штамм В-178 образовывал больше всего стрептомицина на среде с кукурузным экстрактом, в котором азот находится преимущественно в форме продуктов гидролиза белка (смесь аминокислот), в то время как штамм ЛС-1 обладал наивысшей продуктивностью на среде с соей, где органический азот в основном находится в форме

Сравнительное физиологическое исследование штаммов Actinomyces streptomycini 215

соевого белка — глицинина. Чтобы исключить возможное влияние остальных веществ, входящих в состав соевой муки и кукурузного экстракта, дальнейшие эксперименты проводились с использованием выделенного из сои белка — глицинина — и его кислотного и ферментативного гидролизата. В этих экспериментах указанное различие подтвердилось (Грабовская, 1957).

Таблица 3

*Влияние формы органического азота на образование стрептомицина
(основной фон — синтетическая среда № 2)*

Источник органического азота	Максимальная активность, $\mu\text{г/мл}$		Суммарная продуктивность мицелия			
			$\mu\text{г/мл}$		% к контролю	
	шт. В-178	шт. ЛС-1	шт. В-178	шт. ЛС-1	шт. В-178	шт. ЛС-1
Глицин	251	1475	35	247	67	215
Ферментативный гидролизат глицинина . . .	583	925	84	195	162	170
Кислотный гидролизат глицинина	631	1170	115	246	221	215
Контроль, без органического азота	280	515	52	115	100	100
Соевая мука	200	1480	—	—	—	—

Оба штамма хорошо растут как на белке, так и на его гидролизате во всех испытанных концентрациях (30, 60, 120 мг% в пересчете на азот). Однако характер биохимических изменений в среде и синтез антибиотика определяются формой органического азота. Так, для штамма В-178 белок является неблагоприятным источником азота, особенно при высокой его концентрации в среде. В этих случаях происходит выделение в среду аммиака, вызывающего повышение рН. Во всех испытанных концентрациях гидролизат значительно увеличивает активность культуральной жидкости и продуктивность мицелия. При использовании штамма ЛС-1 все испытанные концентрации белка увеличивали накопление антибиотика и продуктивность мицелия. Гидролизат же обычно в высоких концентрациях вызывал подщелачивание среды и создавал неблагоприятные для синтеза стрептомицина условия.

В табл. 3 приводятся результаты некоторых опытов из этой серии, в которых органический азот вводился в количестве 60 мг%. Необходимо отметить, что продуктивность мицелия у штамма ЛС-1 на средах с белком и гидролизатом значительно меньше различается чем активность культуральной жидкости, и, по-видимому, стимулирующее действие белка на синтез стрептомицина является не специфическим, а связанным с увеличением веса биомассы.

Возможно, что отличие в отношении штаммов В-178 и ЛС-1 к форме органического азота связано с описанным ниже различием в темпе роста и развития этих штаммов: у штамма В-178, обладающего быстрым темпом роста и развития, биосинтез стимулируется легко усвояемым гидролизованным белком, а для штамма ЛС-1, с более медленным темпом роста, благоприятен трудно мобилизуемый источник азота — белок. При микроскопическом изучении было установлено, что развитие культур штамма ЛС-1 на средах с гидролизатом и штамма В-178 на средах

с белком характеризуется слабой дифференциацией плазмы, отсутствием ядерных структур и значительным содержанием волютина.

При изучении источников углерода существенно было выяснить, имеется ли у штаммов специфическая потребность в том или ином источнике углеродистого питания. В опытах наряду с техническими продуктами — гидролом, представляющим собой маточный раствор при кристаллизации глюкозы, мелассой, патокой, крахмалом и манновым сахаром —

Таблица 4

Влияние источника углерода на образование стрептомицина

Источник углерода	Количество стрептомицина, мг/мл	
	шт. ЛС-1	шт. В-178
Соевая среда		
Манновый сахар (техническая глюкоза)	2200	290
Гидрол	2000	480
Крахмал	660	345
Меласса	400	—
Патока	1250	—
Гидрол + крахмал	1250	445
Глюкоза + крахмал	1000	270
Синтетическая среда		
Глюкоза	970	300
Галактоза	495	315
Ксилоза	290	150
Лактоза	146	5
Сахароза	305	5
Мальтоза	810	290

использовались также и некоторые чистые сахара. Чтобы исключить влияние сахаров, содержащихся в соевой муке, опыты с чистыми сахарами проводились на синтетической среде, а испытание технических сахаров — на соевой среде, применяемой в промышленности. Испытывались следующие сахара: ксилоза как представитель пентоз, гексозы — глюкоза и галактоза, дисахариды — мальтоза, лактоза и сахароза.

Результаты опытов, представленных в табл. 4, показывают, что у штаммов обнаруживается специфическая потребность в источниках углеродного питания. Из испытывавшихся углеводов лишь глюкоза и гидрол поддерживают образование стрептомицина на высоком уровне при ферментации штамма ЛС-1 на соевой среде. Значительно более низкий выход стрепто-

мицина наблюдается при применении патоки, крахмала и, в особенности, мелассы. В последнем случае пониженный биосинтез стрептомицина обусловлен, по-видимому, недостаточным развитием биомассы и ранним подщелачиванием культуральной жидкости.

Если для штамма ЛС-1 глюкоза и гидрол являются почти равноценными источниками углерода, то для штамма В-178 присутствие в среде гидрола в большей степени стимулирует образование стрептомицина, чем глюкоза. Комбинация гидрола с крахмалом и один крахмал обеспечивают также больший выход антибиотика по сравнению с глюкозой у штамма В-178.

Что касается дисахаридов, то для образования стрептомицина при ферментации на синтетической среде мальтоза оказалась наиболее подходящим углеводом по сравнению с сахарозой и лактозой. Сравнение сахаров (гексозы — галактозы и пентозы — ксилозы) показывает, что ксилоза является худшим источником углерода для ферментации стрептомицина у обоих штаммов (Бринберг и др., 1955).

Разные штаммы могут отличаться также различным отношением к фосфору. В зависимости от присутствия соответствующих ферментных систем некоторые микроорганизмы способны усваивать органический свя-

Сравнительное физиологическое исследование штаммов *Actinomyces streptomycini* 217

занный фосфор, другие нуждаются в наличии в среде растворенного минерального фосфора. В наших экспериментах фосфор добавлялся к фильтрованной соевой среде в виде фосфата калия, фосфата кальция или фитина (основная форма фосфора в соевой муке). Как видно из рис. 1, замена ортофосфата фитином резко ограничивает рост культуры, потребление питательных веществ среды и синтез антибиотика у обоих штаммов. Такие же результаты были получены при введении нерастворимого фосфата кальция. Потребление фосфора начиналось в первые же часы роста

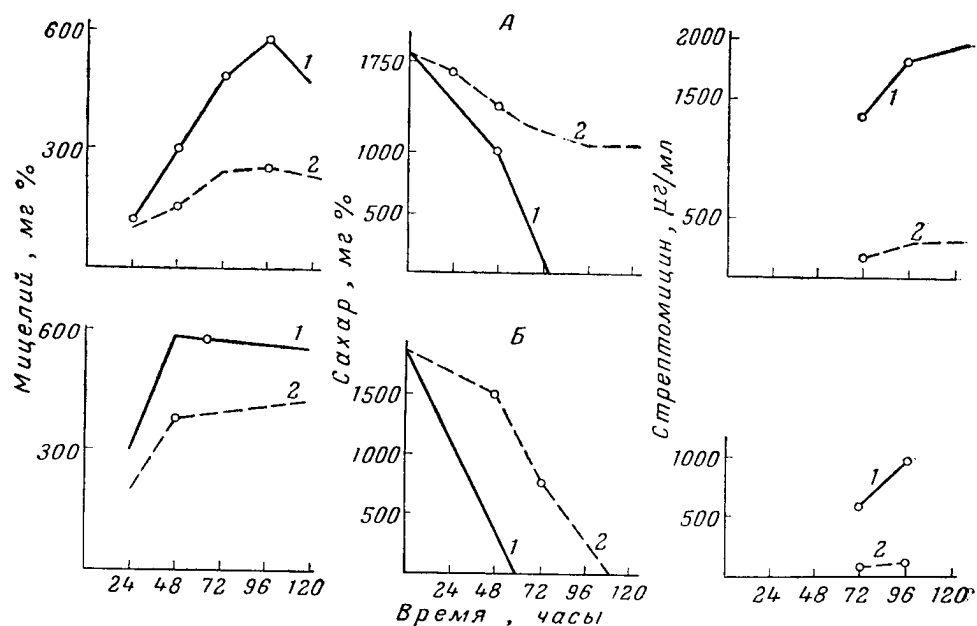


Рис. 1. Влияние формы фосфора на процесс ферментации. Среда соевая, фильтрованная. Соединения фосфора добавлялись в количестве, эквивалентном 6 мг % фосфора:

А — шт. ЛС-1; Б — шт. В-178; 1 — К₂Н₂Р₄; 2 — фитин.

культуры и на соевой среде практически заканчивалось к 24 час. ферментации. В конце процесса наблюдалось выделение небольших количеств фосфора в среду.

Концентрация минерального фосфора в среде существенно влияет на рост и развитие культуры и на синтез стрептомицина, причем предел изменения концентраций, оптимальных для роста культуры, значительно шире, чем для биосинтеза антибиотика (Gagner a. Koffier, 1953; Сурикова, 1954). При недостатке фосфора вес мицелия снижается, он содержит меньше фосфора, гифы отличаются низкой базофилией и малой способностью к синтезу стрептомицина. Мицелий, выращенный при избытке фосфора, не отличаясь по своим биохимическим и цитохимическим показателям от нормального, также является менее продуктивным.

Оптимальная концентрация фосфора для синтеза стрептомицина в известной мере зависит от состава ферментационной среды и на соевой среде составляет около 10 мг % для обоих штаммов (Бринберг и Грабовская, 1958).

Как уж отмечалось ранее, изучаемые штаммы образовывали разные количества стрептомицина в зависимости от состава применяемой среды.

В связи с этим интересно сопоставить динамику накопления стрептомицина, изменения веса мицелия, потребления азота и углеводов при ферментации на соевой и кукурузной средах (Сурикова, 1955).

Как видно из данных, представленных на рис. 2, штамм ЛС-1 при ферментации на соевой фильтрованной среде отличается от штамма В-178 не только способностью к более интенсивному биосинтезу стрептомицина, но также скоростью накопления биомассы и потребления питательных веществ. Если для штамма ЛС-1 — активного продуцента стрептомицина — характерен замедленный темп роста (максимальный вес

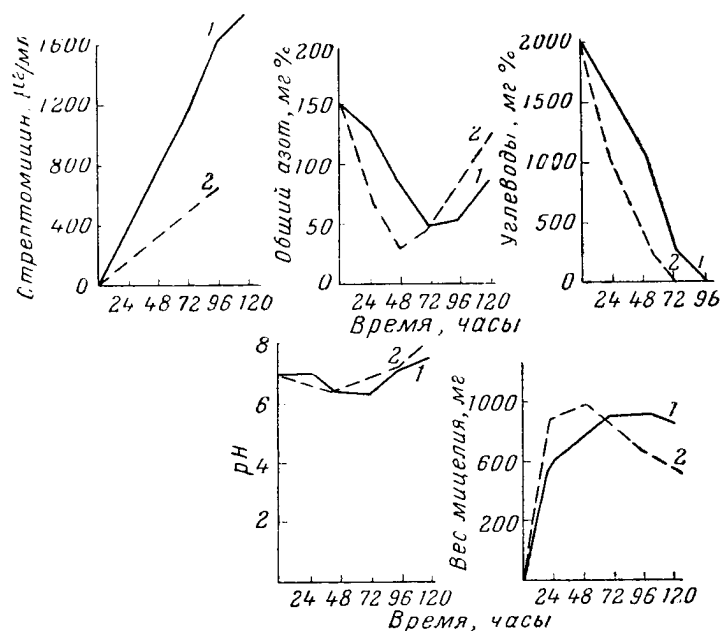


Рис. 2. Образование стрептомицина и изменения в среде при ферментации на соевой среде:

1 — шт. ЛС-1; 2 — шт. В-178.

мицелия к 72 час. ферментации), то штамму В-178 свойственны усиленный темп роста, выражающийся в максимальном накоплении биомассы к 48 час. культивирования, и энергичное потребление питательных веществ. Усиленный темп роста штамма В-178 сопровождается быстрым переходом к стадии автолиза. Биосинтез стрептомицина на соевой среде примерно в три раза выше у штамма ЛС-1 чем у штамма В-178. Таким образом, изучаемые штаммы при ферментации на соевой среде отличаются жизненным циклом развития: для одного (ЛС-1) этот цикл более продолжителен в связи с замедленным ростом и развитием, для другого (В-178) — значительно короче, так как организм быстрее развивается, раньше заканчивает свой цикл развития и переходит к автолизу, в то время как у штамма ЛС-1 автолиз наступает позже.

При ферментации на кукурузной среде указанных различий обнаружить нам не удалось, хотя биосинтез стрептомицина и в этом случае несколько выше у штамма ЛС-1. Возможно, что различный темп развития на соевой среде, как указывалось выше, обусловлен разным отношением штаммов к источнику азота.

Сравнительное физиологическое исследование штаммов Actinomyces streptomycini 219

Детальное изучение морфологических изменений в культурах указанных штаммов, проведенное Прокофьевой-Бельговской, согласуется с нашими наблюдениями.

Одним из показателей, характеризующих развитие культуры, является интенсивность дыхания мицелия. Эта величина обычно выражается в виде количества кислорода (в мм³), потребляемого 1 мг мицелия за 1 час (Q_{O_2}). При выращивании на соевой среде сухой вес мицелия определить точно не удается, в связи с чем приходится рассчитывать потребление кислорода на единицу объема культуральной жидкости и выражать в виде V_{O_2} — мг O_2 л/мин. Соответствующие данные для обоих штаммов представлены в табл. 5.

Таблица

Интенсивность дыхания штаммов В-178 и ЛС-1 на разных средах

Среда	Штамм	Возраст мицелия, часы						
		40	64	88	112	40	64	88
		Скорость потребления O_2 — V_{O_2} мг O_2 /л в минуту				Интенсивность дыха- ния Q_{O_2} мм ³ /мг в час		
Соевая	ЛС-1	4,2	6,5	2,4	2,2	—	—	—*
»	В-178	5,4	6,5	2,4	1,9	—	—	—
Кукурузная	ЛС-1	1,4	2,0	1,1	1,3	19	24,5	8,8
»	В-178	2,1	1,8	1,4	1,4	27,5	26,0	11,5

* Q_{O_2} не вычислялось.

Из данных табл. 5 следует, что максимальная скорость потребления кислорода у обоих штаммов одинакова, однако у штамма В-178 максимум дыхания наблюдается на сутки раньше. Следует отметить, что скорость потребления кислорода обоими штаммами на соевой среде значительно выше, чем на кукурузной.

При биосинтезе антибиотиков в связи с аэрацией и размешиванием среды всегда наблюдается значительное вспенивание. В качестве пеногасителей до настоящего времени используются масла и жиры, которые одновременно являются источниками углерода (Perlman, 1952). Количество масла, затрачиваемого на пеногашение, достигает 0,5%, соевая среда, кроме того, включает около 0,3% соевого масла, содержащегося в соевой муке. В наших экспериментах сопоставление штаммов производилось на средах с различным содержанием масла:

- 1) на среде, не содержащей масла (из обезжиренной соевой муки);
- 2) на среде, содержащей 0,3% масла (из необезжиренной соевой муки);
- 3) на среде, содержащей 0,8% масла (из необезжиренной соевой муки с добавлением 0,5% масла).

Полученные результаты представлены на рис. 3. Из хода кривых следует, что масло активно влияет на ход процесса ферментации обоих штаммов. Наличие в среде масла способствует значительному увеличению веса биомассы и соответственно — более интенсивному потреблению аммонийного азота. Потребление углеводов при введении в среду масла замедляется, что связано с использованием масел в качестве источника углерода. Следовательно, добавлением масла можно в известной мере регулировать ход развития культуры и скорость потребления остальных

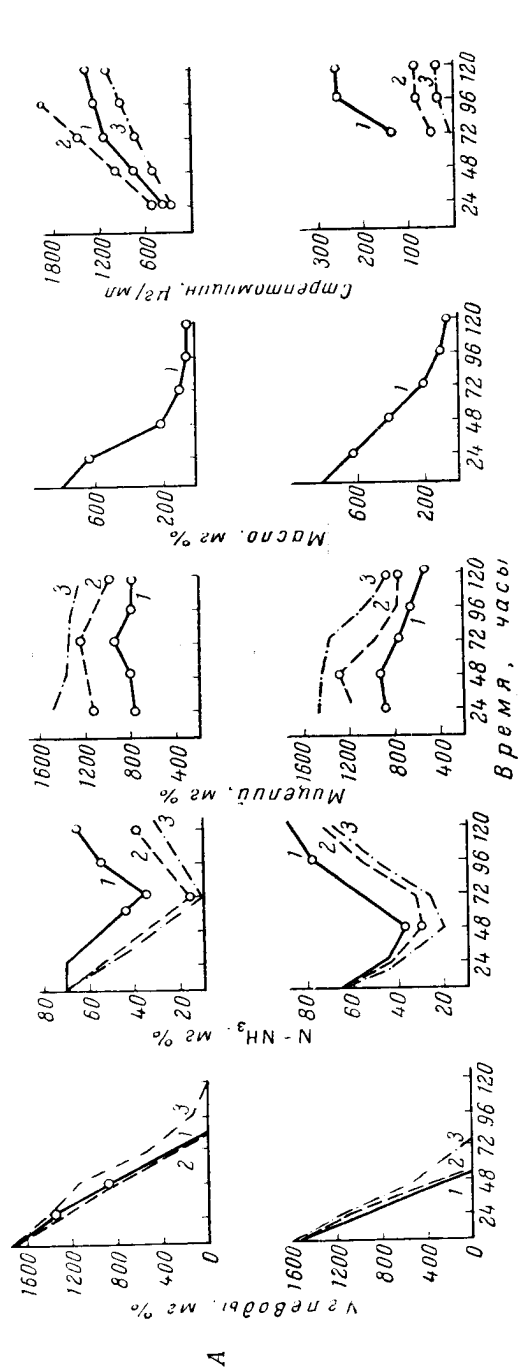


Рис. 3. Влияние масла на показатели процесса ферментации на соевой среде. Концентрация масла в %: 1—0; 2—0.3; 3—0.8.
А — шт. ЛС-1; Б — шт. В-178.

Сравнительное физиологическое исследование штаммов *Actinomyces streptomycini* 221

компонентов среды. Скорость потребления масла у штамма В-178 по сравнению со штаммом ЛС-1 ниже, несмотря на более быстрое использование остальных питательных веществ. Также по-разному влияет добавление масла на синтез антибиотика (рис. 3). Для штамма ЛС-1 наличие в среде 0,3% масла повышает продуктивность среды, а дополнительное введение еще 0,5% снижает как уровень накопления антибиотиков, так и скорость его образования. Для штамма В-178 присутствие масла тормозило процесс биосинтеза стрептомицина пропорционально концентрации масла.

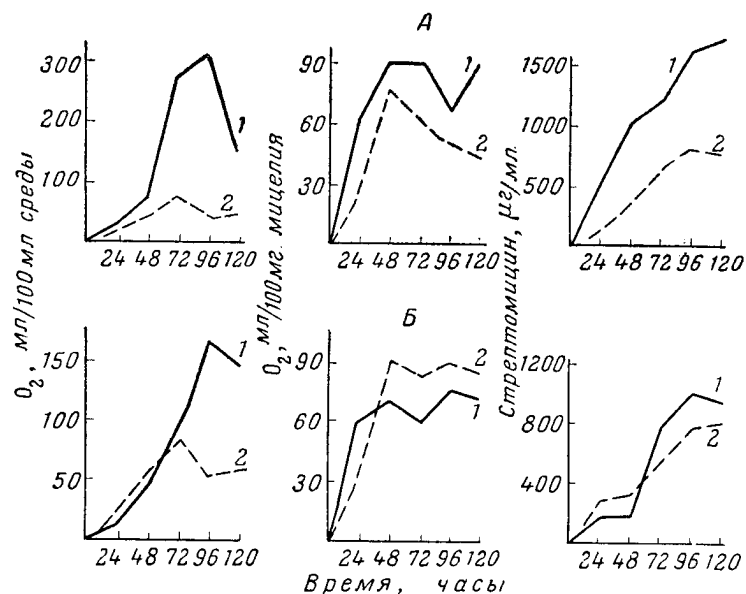


Рис. 4. Изменение активности каталазы и образование стрептомицина в процессе ферментации

А — соевая среда; Б — кукурузная среда; 1 — шт. ЛС-1; 2 — шт. В-178.

Учитывая особенности в росте, развитии и времени наступления автолиза, интересно было изучить и изменение протеолитической активности, а также активности каталазы в процессе ферментации штаммов в связи с образованием стрептомицина. За последнее время вопросу изучения свойств протеолитических ферментов, а также изучению активности каталазы у штаммов продуцентов стрептомицина уделяется много внимания (Kovacs a. Matkovics, 1957; Белозерский и др., 1954; Chaloupka, 1956; Simon, 1955). Опыты по изучению протеолитической и каталазной активности проводились при использовании фильтрованной соевой и кукурузной среды. Результаты, представленные на рис. 4, позволяют установить определенную закономерность в динамике активности каталазы в связи с ростом и развитием организма. Активность каталазы культуральной жидкости, незначительная в фазе роста организма (48 час.), резко повышается в момент интенсивного образования стрептомицина, а затем, когда количество антибиотика достигает своего максимума, падает. Отмеченная закономерность в активности каталазы наблюдается при ферментации на обеих средах. Результаты наших опытов полностью согласуются с данными авторов (Kovacs a. Matkovics, 1957), установивших подобную связь между активностью каталазы и образованием стрептомицина поверхностной культурой *Str. griseus* (Сурикова, 1955).

Следует отметить, что штамму ЛС-1, обладающему повышенной способностью к биосинтезу стрептомицина, свойственна более высокая активность каталазы на протяжении всего процесса ферментации по сравнению со штаммом В-178, особенно на соевой среде, где максимальная активность каталазы составляет 330 мл O_2 у штамма ЛС-1 и 60 мл O_2 у штамма В-178 в момент интенсивного образования антибиотика. Таким образом, активность каталазы связана с циклом развития организма и зависит от штамма и состава применяемой среды.

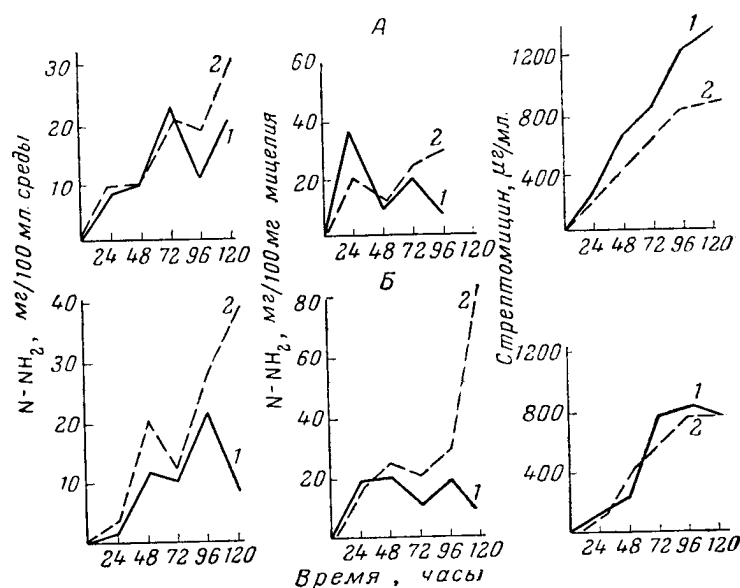


Рис. 5. Изменение протеолитической активности и образование стрептомицина в процессе ферментации. Условные обозначения те же, что на рис. 4.

Изучение протеолитической активности культуральной жидкости в процессе ферментации показало, что последняя изменяется по мере роста и развития организма (рис. 5).

В период интенсивного роста организма на соевой среде протеолитическая активность постепенно повышается, затем падает в фазе образования антибиотика, в дальнейшем подъем протеолитической активности обусловлен, вероятно, наступлением автолиза.

Особых различий в протеолитической активности культуральной жидкости у штаммов при ферментации на соевой и кукурузной средах не наблюдается. Однако протеолитическая активность в пересчете на единицу веса мицелля выше у штамма ЛС-1 в период роста мицелля (48 час.), у штамма В-178 — в момент автолиза (Сурикова и Рудакова, 1958).

В процессе ферментации происходит образование двух типов стрептомицина — стрептомицина А и стрептомицина В или маннозидострептомицина. Последний терапевтически значительно менее ценный, так как его активность почти в четыре раза ниже, чем стрептомицина А, и его присутствие в лекарственных препаратах снижает качество последних. Данные, полученные при сопоставлении процентного содержания манно-

Сравнительное физиологическое исследование штаммов Actinomyces streptomycini 223

зидострептомицина, при ферментации на кукурузной и синтетической средах обоих штаммов, представлены в табл. 6.

Т а б л и ц а 6

Образование маннозидострептомицина на разных средах штаммами В-178 и ЛС-1 (в %)

Среда	Штамм	Время ферментации, часы			
		48	72	96	126
Кукурузная . .	В-178	51	42	20	—
»	ЛС-1	10	7	4	—
Синтетическая	В-178	—	60	57	39
»	ЛС-1	—	7	3	4

Одной из отличительных особенностей штамма ЛС-1 является сравнительно незначительное образование маннозидострептомицина, составляющее к концу ферментации около 5%, тогда как у штамма В-178 его содержание соответствует 20—40%. Это явление, очевидно, связано с различной активностью соответствующих ферментных систем (Hockenhulle a. Ashton, 1954; Северин и Маслова, 1956).

В ы в о д ы

1. Проведено сравнительное изучение двух производственных штаммов *Act. streptomycini* — В-178 и ЛС-1, отличающихся по интенсивности биосинтеза стрептомицина.

2. Выявлены основные физиологические особенности высокопродуктивного штамма ЛС-1, отличающие его от штамма В-178.

3. Установлено, что у штамма, более интенсивно синтезирующего стрептомицин, наблюдается ряд физиологических особенностей и свойств, отличающих его от менее активного штамма. Полное выявление потенциальных возможностей новых штаммов в отношении синтеза антибиотиков возможно лишь на основе глубокого сравнительного физиологического их исследования.

Экспериментальный материал, получаемый при таком исследовании, имеет также практический интерес, так как он служит основанием для уточнения технологических регламентов производства антибиотиков. В частности, результаты данного исследования легли в основу производственного регламента получения стрептомицина при использовании высокопродуктивного штамма *Act. streptomycini* ЛС-1.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Алеев Б. С., Бринберг С. Л., Гринюк Т. И. Химический состав кукурузного экстракта и применение его для ферментационных сред в производстве пенициллина и стрептомицина. Тр. Комиссии по антибиотикам, 1950, вып. 2, стр. 28—34.
- Белозерский А. Н., Знаменская М. П. и др. Сравнительное биохимическое изучение чувствительных и устойчивых к актинофагам форм *Act. globisporus streptomycini*. Биохимия, 1954, т. 19, вып. 2, стр. 236—145.
- Бринберг С. Л., Сурикова Е. И., Грабовская О. З. Подбор и уточнение состава ферментационной среды для штамма ЛС-1. Бюлл. ВНИИА, 1955, вып. 5, стр. 59.
- Бринберг С. Л., Гринюк Т. И. Установление режима аэрации для процесса ферментации стрептомицина при использовании штамма ЛС-1. Бюлл. ВНИИА, 1955, вып. 3—4, стр. 122.

- Бринберг С. Л., Гринюк Т. И. Методы изучения условий азотации при биосинтезе антибиотических веществ. Бюллетень ВНИИА, 1957, вып. 6, стр. 38—53.
- Бринберг С. Л. Влияние масел на процесс ферментации при биосинтезе. Антибиотики, 1958, т. 3, вып. 4, стр. 29.
- Бринберг С. Л., Грабовская О. З. О значении фосфора для биосинтеза стрептомицина. Микробиология, 1958, т. 27, вып. 4, стр. 407.
- Веселов Н. М., Северин В. А., Ненашева А. М. Использование жмыхов в качестве компонентов среды для образования стрептомицина. Бюл. ВНИИА, 1956, вып. 1—2, стр. 42.
- Грабовская О. З. Влияние формы органического азота на биосинтез стрептомицина. Тезисы Второй Всес. конференции по антибиотикам, 1957, стр. 59.
- Левитов М. М., Германова К. И. и др. Физиологические особенности различных штаммов *Penicillium chrysogenum*. Антибиотики, 1958, т. 3, вып. 2, стр. 3.
- Мельников А. А., Сурикова Е. И. Изучение физиологических свойств разных штаммов *P. chrysogenum*, образующих пенициллин. Антибиотики, 1957, т. 2, вып. 3, стр. 5—8.
- Савицкая Е. М., Брунс Б. П. и др. Физико-химические методы определения антибиотиков. II. Об антроновом методе количественного определения маннозидострептомицина. Журн. аналит. химии, 1955, вып. 2, стр. 124.
- Северин В. А., Горская С. В. Синтетическая среда для культивирования *St. globiasporus Streptomycesini*, штамм ЛС-1. Антибиотики, 1957, т. 2, вып. 2, стр. 26.
- Северин В. А., Маслова С. Н. О превращении маннозидострептомицина в стрептомицин А. Микробиология, 1956, т. 26, вып. 5, стр. 580.
- Сурикова Е. И. Физиологическая характеристика штаммов продуцентов стрептомицина. Бюллетень ВНИИА, 1955, вып. 3—4, стр. 83.
- Сурикова Е. И. Исследование соевой среды на биосинтез стрептомицина. Бюллетень ВНИИА, 1954, вып. 4, стр. 66.
- Сурикова Е. И., Рудакова П. И. Протеолитические ферменты у актиномицетов, образующих стрептомицин. Антибиотики, 1958, т. 3, вып. 6.
- Chaloupka J. Proteolytic enzymes of *Streptomyces griseus*. Folia biolog., 1956, v. II, N 2, p. 72.
- Garner H., Koffler H. Factors affecting Streptomycin Yields. Amer. J. Botany, 1953, v. 4, N 5, p. 289—296.
- Hockenhule D., Ashton G. Actinomyces metabolism: α — phenylmannosidase of *St. griseus*. Biochem. J. 1954, v. 57, N 1, p. 93.
- Kovacs E., Matkovics R. Veränderung der katalaseaktivität *St. griseus* kulturen. Acta biolog. Acad. scient. Hungaricae, 1957, v. 7, N 4, p. 343.
- Kurylowicz W., Woznicka W. и др. Badania nad otrzymywaniem Streptomycyny w zkali laboratoryjnej. Med. doswiad. i mikrob., 1954, v. 6, N 1, p. 1—12 (ЦИТ по «Антибиотики», 1954, вып. 5, с. 38).
- Perlman D., Wagman G. Studies of the utilization of lipids by *St. griseus*. Jour. Bact., 1952, v. 63, N 2, p. 253.
- Simon S. On the protease and urease enzymes of *Str. griseus*. Acts microb. Acad. Sci. Hung., 1955, v. 3, N 1—2, p. 53.

Т. Б. Казанская и Е. А. Андреева

**ВЛИЯНИЕ АЗОТИСТЫХ ФРАКЦИЙ СОЕВОЙ МУКИ
И НЕКОТОРЫХ АМИНОКИСЛОТ НА РОСТ И БИОСИНТЕЗ
СТРЕПТОМИЦИНА**

(Институт микробиологии АН СССР)

При получении стрептомицина с помощью *Actinomyces streptomycini* наша промышленность долгое время использовала штаммы № 3 и В-178, которые на минеральной среде с кукурузным экстрактом давали достаточные выходы антибиотика. В связи с этим проводились исследования по фракционированию кукурузного экстракта с целью выяснения химической природы азотистых соединений, стимулирующих образование стрептомицина (Шапошников, Агатов и Казанская, 1954; Дудыкина, 1954). В дальнейшем был селекционирован более активный штамм ЛС-1, который при культивировании на среде с соевой мукой производил большие количества антибиотика. Перед учеными снова встала задача — выяснить причину стимуляции стрептомицинообразования, на этот раз соевой муки.

Нами (Казанская, 1958) было показано, что одна из этих причин заключается в благоприятном влиянии соевого масла и пальмитиновой кислоты. Настоящая работа посвящена решению вопроса о влиянии азотистых фракций соевой муки и отдельных аминокислот на образование стрептомицина.

Все микробиологические опыты проводились со штаммом ЛС-1 на среде следующего состава (в %): глюкозы — 2; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 0,3; NaCl — 0,25; KH_2PO_4 — 0,05; CaCO_3 — 0,3, дистиллированная вода.

К этой среде прибавляли или 2% соевой муки или другой источник азота органического вещества. Посевной материал выращивался в течение трех суток при температуре 26—28° на качалке, вращающейся со скоростью 240 об/мин. В конические колбы объемом 250 мл наливали по 50 мл среды. Состав сред посевных и опытных колб всегда был одинаковым.

Стрептомицин определяли методом диффузии на агаре; вес мицелия — высушиванием до постоянного веса мицелия, предварительно отцентрифугированного и последовательно промытого 5%-ной HCl и дистиллированной водой; общий азот — методом Кьельдаля, аммиак — диффузионным методом; глюкозу — по Бертрану. В таблицах приведены лишь основные результаты опытов, т. е. из цифровых данных на протяжении пяти-шести суток выбраны максимальные значения веса мицелия и количества стрептомицина.

В опытах с соевой мукой не определялась биомасса, так как при центрифугировании культуральной жидкости на дно пробирки вместе с мицелием оседала мука.

В ряде опытов указано время, когда в среде исчезали глюкоза и аммонийный азот.

Изменение pH в процессе ферментации в большинстве опытов было одинаковым: на вторые сутки pH снижался примерно до 6, а затем, к концу опыта, повышался до 8.

В первом опыте мы проверили поведение штамма ЛС-1 на синтетических средах с аминокислотами (Шапошников, Агатов, Казанская и Экзерцова, 1954). Азот органического вещества в них составлял 30 мг %, т. е. количество, равное азоту, вносимому в среду с кукурузным экстрактом. При работе со штаммом ЛС-1 для приготовления среды мы пользовались двумя партиями соевой муки, которые содержали в среднем 60 мг азота в 1 г муки. Следовательно, в среде для штамма ЛС-1 количество органического азота равнялось 120 мг %. В соответствии с литературными данными (Июльсон, 1932) была составлена новая рецептура среды с основными аминокислотами. В табл. 1 приведены результаты опыта со штаммом ЛС-1 на соевой среде и на двух вариантах сред с основными аминокислотами.

Таблица 1

Влияние аминокислот на стрептомицинообразование

Источник азота органического вещества	Количество	
	азота органического вещества в среде, мг %	стрептомицина, г/мл
Соевая мука	120	1.200
Основные аминокислоты (аргинин — 63 мг %; гистидин — 19 мг %; лизин — 38 мг %)	120	243
Основные аминокислоты (аргинин — 50 мг %; гистидин — 50 мг %, лизин — 40 мг %)	30	115
Аланин (180 мг %)	30	143

Из данных табл. 1 видно, что аргинин, гистидин и лизин во взятых соотношениях не могут заменить штамму ЛС-1 соевую муку.

Для определения азотистых фракций, стимулирующих рост актиномицета и стрептомицинообразование, мы исследовали влияние водных и щелочных вытяжек соевой муки на эти процессы.

1. ВЛИЯНИЕ ВОДНЫХ И ЩЕЛОЧНЫХ ВЫТЯЖЕК СОЕВОЙ МУКИ НА СТРЕПТОМИЦИНООБРАЗОВАНИЕ

Способ приготовления вытяжек из соевой муки сводится к следующему: 20 г соевой муки заливают 200 мл дистиллированной воды или 200 мл 0,2 %-ной NaOH, встряхивают в течение 15—20 мин. и ставят в холодильник. Через 18—20 час. соответствующие суспензии центрифугируют. В водном центрифугате после стерилизации в автоклаве выпал осадок, который мешал определению веса мицелия. Поэтому водные вытяжки фильтровались через стерильный асбест в фильтре Зейтца. При этом получился прозрачный опалесцирующий фильтрат.

Щелочные вытяжки стерилизовали дробно текущим паром и затем нейтрализовали стерильной 5 %-ной HCl. В связи с тем, что в средах с соевой мукой содержится 120 мг % азота органического вещества, все

Влияние азотистых фракций соевой муки и аминокислот на стрептомицин 227

вытяжки добавляются стерильно к среде из этого расчета. Данные биологической проверки вытяжек, добавленных к среде вместо соевой муки, представлены в табл. 2.

Таблица 2

Влияние водных и щелочных вытяжек соевой муки на рост и стрептомицинообразование

Источник азота органического вещества	Вес мицел- ля, мг/100 мл среды	Время обра- зования мак- симального количества биомассы, сутки	Количес- тво стреп- томицина, γ/мл	Время обра- зования мак- симального количества стрептомици- на, сутки	Количес- тво стреп- томицина, % к конт- ролю
Соевая несобезжиренная мука (контроль)	—	—	1110	3	100
Водная вытяжка из несобезжи- ренной соевой муки	473	4	692	3	62
То же из обезжиренной сое- вой муки	795	3	770	3	69
Щелочная вытяжка из необез- жиренной соевой муки . . .	370	4	122	5	11
То же из обезжиренной сое- вой муки	372	4	113	5	12

Из данных табл. 2 видно, что при добавлении к среде водной вытяжки, стерилизованной фильтром Зейтца, наблюдается хороший рост актиномицета и образуется до 70% стрептомицина (по сравнению с контролем, которым служит соевая мука). На средах с щелочными вытяжками вес мицелля был меньше и стрептомицина образовывалось только 11—12% по сравнению с контролем. При этом оказалось, что происхождение вытяжки (из необезжиренной или обезжиренной соевой муки) не сказывалось на стрептомицинообразовании. Это можно объяснить тем, что при центрифугировании вытяжек из необезжиренной муки сверху образовывалась плотная пленка жира, которая или снималась или задерживалась фильтром.

2. ВЛИЯНИЕ АВТОКЛАВИРОВАННЫХ ФРАКЦИЙ СОЕВОЙ МУКИ НА СТРЕПТОМИЦИНООБРАЗОВАНИЕ

Способ фильтрований через фильтр Зейтца для получения больших количеств вытяжки оказался неудобным. Фильтрование шло медленно, фильтрат в ряде случаев получался нестерильным. Для более подробного изучения физиологии штамма ЛС-1 нам требовалось большое количество водной вытяжки, поэтому следовало ускорить получение соответствующих объемов прозрачного фильтрата.

Соевую муку (из расчета 4%) смешивали с водой, стерилизовали в автоклаве и центрифугировали. При этом получали мутный центрифугат и плотный осадок. Затем центрифугат фильтровали на большой фарфоровой воронке через асбестовый фильтр, так как только он обеспечивал получение прозрачного фильтрата. Мезга из фильтровальной бумаги и другие материалы и фильтры оказались в данном случае непригодными. Первую партию фильтрата выливали во избежание адсорбции асбестом необходимых актиномицету веществ сои. В результате получали прозрачный, слегка опалесцирующий раствор. Осадок после цент-

рифугирования промывали водой. В дальнейшем эти две фазы мы будем соответственно именовать как «автоклавированную вытяжку» и «осадок».

Так как для приготовления автоклавированной вытяжки соевой муки брали вдвое больше по сравнению с содержанием ее в среде, то можно было предположить, что в прозрачном фильтрате будут содержаться значительные количества азота. Однако выяснилось, что в автоклавированной вытяжке соевой муки в разные сроки ее получения количества азота колебались от 12 до 26 мг при пересчете на 1 г муки, т. е. от 20 до 40% азота сои переходило в раствор.

Осадок подвергался ферментативному гидролизу пепсином с последующим фильтрованием на беззольном фильтре. Количество азота в веществах, задержанных фильтром, составляло 0,084 мг при пересчете на 1 г муки. Следовательно, азотистые соединения из осадка при такой обработке почти полностью переходили в растворимую форму.

Как уже упоминалось выше, наличие в среде соевой муки делает невозможным определение биомассы, а в связи с этим — и установление баланса по азоту и моменту максимального роста мицелия. Прежние наши данные (Агатов и Казанская, 1958 а и б) не могли быть использованы в работе со штаммом ЛС-1. Поэтому даже вопрос о том, какое количество азота следует вносить в среду, приходилось решать снова. С этой целью был проведен балансовый опыт на средах с автоклавированной вытяжкой. На рис. 1 и 2 представлены результаты опыта по культивированию штамма ЛС-1 на средах, в которые добавлены различные количества автоклавированной вытяжки. Определения азота в фильтрате культуральной жидкости и азота в мицелии проводилось на протяжении трех суток, т. е. до момента максимального роста мицелия для выяснения потребности штамма в органическом азоте.

Из рис. 1 и 2 видно, что к третьим суткам, т. е. к моменту максимального роста, в среде исчезает аммонийный азот, а с увеличением азота органического вещества в среде увеличивается и количество азота, пошедшего на построение мицелия; количество стрептомицина в культуральной жидкости при этом остается одинаковым. Проведенный опыт также свидетельствует о том, что на построение мицелия, кроме азота органического вещества используется и аммонийный, так как во всех случаях количество азота в мицелии превышает количество азота органического вещества среды, даже если не принимать во внимание, что часть азота сои не может быть усвоена актиномицетом. Кроме того, оказалось, что на средах с добавлением автоклавированной вытяжки из обезжиренной и обезжиренной соевой муки образование стрептомицина идет одинаково (315 и 350 γ /мл). Это объясняется той же причиной, что и в случае приготовления водных и щелочных вытяжек (см. табл. 2). Поэтому в дальнейшем для облегчения работы мы применяли обезжиренную соевую муку.

Следующий опыт был поставлен для уточнения влияния на рост и образование антибиотика двух фаз, получающихся при автоклавировании соевой муки (табл. 3).

Фракции прибавлялись к среде из того же расчета, что и соевая мука (2%), т. е. в средах содержалось такое количество соответствующей фракции, которое было получено из 2 г соевой муки.

Результаты опытов табл. 3 показывают, что центрифугат имеет очевидные преимущества перед фильтратом автоклавированной соевой муки. Это соответствует и количеству общего азота в этих фракциях. Мутный центрифугат, получающийся из автоклавированной в воде соевой муки, представляет мелкодисперсную систему белковых веществ, задерживающихся при дальнейшем фильтровании через асбест.

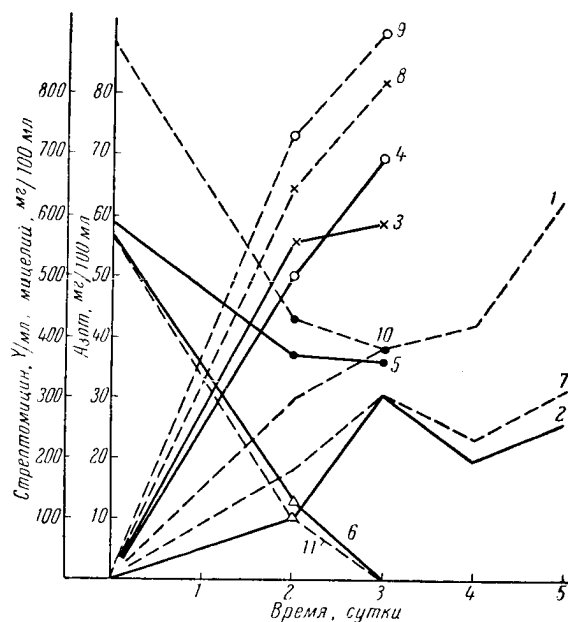


Рис. 1. Динамика азота, биомассы и стрептомицина на среде с автоклавированной вытяжкой из необезжиренной соевой муки: 1 — стрептомицин (контроль); опыт I: 2 — стрептомицин; 3 — мицелий; 4 — азот мицелия; 5 — азот органического вещества; 6 — азот NH_3 ; опыт II: 7 — стрептомицин; 8 — мицелий; 9 — азот мицелия; 10 — азот органического вещества; 11 — азот NH_3 .

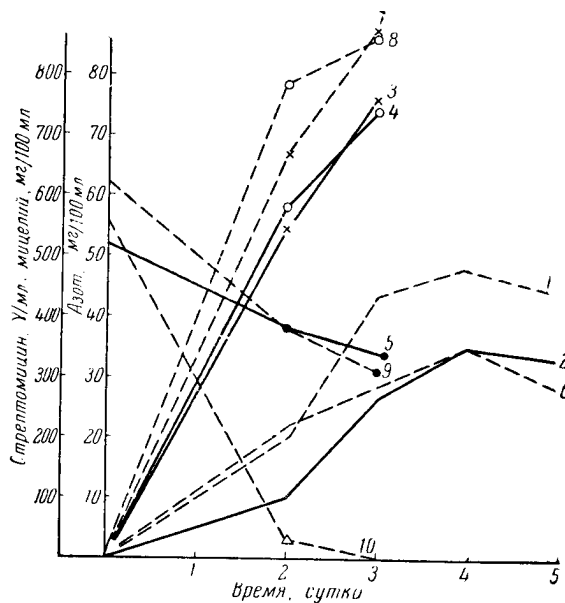


Рис. 2. Динамика азота, биомассы и стрептомицина на среде с автоклавированной вытяжкой из обезжиренной соевой муки:

1 — стрептомицин (контроль); опыт I: 2 — стрептомицин; 3 — мицелий; 4 — азот мицелия; 5 — азот органического вещества; опыт II: 6 — стрептомицин; 7 — мицелий; 8 — азот мицелия; 9 — азот органического вещества; 10 — азот NH_3 опытов I и II

Таблица 3

Влияние различных фракций автоклавированной соевой муки на рост и стрептомицинообразование

Источник азота органического вещества	Вес мицелия, мг/100	Время образования максимального количества биомассы, сутки	Конечное pH	Стрептомицин, г/мл	Время образования максимального количества стрептомицина, сутки	Количество стрептомицина, % к контролю
Соевая мука (контроль) . .	—	—	8,01	1460	4	100
Автоклавированный центрифугат	724	3	8,05	1100	4	80
Осадок	—	—	6,46	535	5	36
Фильтрат осадка, обработанного пепсином	372	3	6,93	243	5	16
Автоклавированный центрифугат + осадок	—	—	7,93	1075	3	74
То же + фильтрат осадка, обработанного пепсином	738	3	7,98	662	5	45
Соевая мука	—	—	7,82	2370	5	100
Автоклавированная вытяжка	200	3	7,89	45	5	2
Осадок	—	—	6,92	530	5	22
Фильтрат осадка, обработанного пепсином	206	4	7,09	300	5	13
Автоклавированная вытяжка + фильтрат осадка, обработанного пепсином . .	694	4	7,92	502	5	21

Оба опыта, кроме того, подтверждают данные Бринберг и других (1958) о том, что штамм ЛС-1 нуждается для роста и стрептомицинообразования в высокомолекулярных азотсодержащих веществах. Действительно, на среде с осадком в наших опытах стрептомицина было вдвое больше по сравнению со средой, содержащей фильтрат осадка, подвергнутого ферментативному расщеплению пепсином.

3. ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ АМИНОКИСЛОТ НА СТРЕПТОМИЦИНООБРАЗОВАНИЕ

Следующий раздел работы сводился к выяснению влияния аминокислот на рост и стрептомицинообразование.

Как показали опыты, представленные в табл. 1, на взятой нами среде с основными аминокислотами актиномицет образовывал мало стрептомицина. Поэтому мы решили выяснить, как изменяют процесс различные аминокислоты, прибавленные в среды одновременно с автоклавированной соевой вытяжкой.

Этот этап работы следует рассматривать как переходный и вынужденный, ввиду того, что штамм ЛС-1 не развивался на использованных нами средах с аминокислотами. В среды с автоклавированной вытяжкой добавлялось 56 мг% азота аминокислот. При употреблении солянокислых солей аминокислот производили соответствующий пересчет; такие соли предварительно нейтрализовали NaOH с учетом образования NaCl в среде.

Влияние азотистых фракций соевой муки и аминокислот на стрептомицин 231

В табл. 4 приведены данные опытов по выяснению влияния моноаминокислот на штамм ЛС-1.

Таблица 4

Влияние моноаминокислот на рост и стрептомицинообразование

Источник азота органического вещества	Вес мицелия, мг/100 мл	Время максимального роста мицелия, сутки	Количество стрептомицина, г/мл	Время образования максимального количества стрептомицина, сутки	Количество стрептомицина	
					% к контролю	% к среде с автоклавированной вытяжкой
Соевая мука (контроль)	—	—	1390	5	100	—
Автоклавированная вытяжка . . .	359	3	265	5	19	100
То же + глутаминсвязная кислота .	232	2—3	18	3—5	1	7
То же + аспарагиновая кислота . .	160	3	32	4	2	12

Цифры табл. 4 соответствуют прежним нашим данным, полученным при работе со штаммами 3 и В-178 (Шапошников, Агатов, Казанская и Экзерцева, 1954): моноаминокислоты (глутаминовая и аспарагиновая) резко снижают выход антибиотика. Для штамма ЛС-1 новым явилось, кроме того, и отрицательное влияние моноаминокислот на рост мицелия. Такую же картину мы получали в других опытах в тех средах, куда наряду с глутаминовой кислотой добавляли лизин. В табл. 5 представлены

Таблица 5

Влияние основных аминокислот на рост и стрептомицинообразование

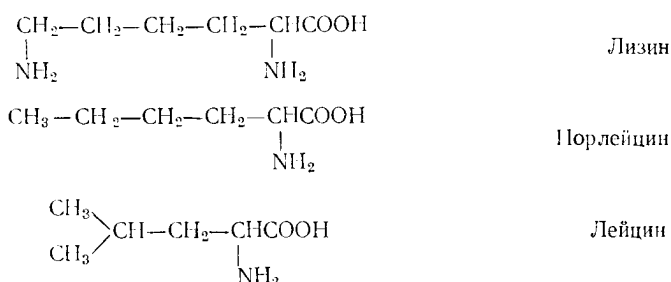
Добавлено к автоклавированной вытяжке соевой муки	Прибавление аминокислот по ходу развития (сутки)	Вес мицелия, мг/100 мл	Время образования максимального количества биомассы, сутки	Стрептомицин, г/мл	Время			Количество стрептомицина	
					образования максимального количества стрептомицина, сутки	потребления NH_3 , сутки	потребления глюкозы, сутки	% к контролю	% к среде с автоклавированной вытяжкой
Соевая мука (контроль)	—	—	—	1700	4—5	3	3—4	100	—
Без добавления	—	375	3	350	5	4	4	20	100
Аргинин	Вначале	604	3—4	638	4—5	3	3—4	38	182
»	1	450	3	430	5	Не потребился	4	25	122
»	2	387	4	240	5	»	5	14	69
»	3	502	4	292	5	»	5	17	83
Гистидин	Вначале	432	4	770	5	Не потребился	5	45	220
»	1	480	3	675	5	»	4	40	193
»	2	418	4	462	5	»	4	27	132
»	3	528	3	367	5	»	4	22	105
Лизин	Вначале	481	3—4	1068	5	»	4	63	304
»	3	472	4	362	5	4	5	21	103
Аргинин, гистидин	Вначале	532	3	1075	4	Не потребился	3	63	307

Конечный pH культуральной жидкости 6,82.

средние данные двух опытов, проведенных на автоклавированной вытяжке с добавлением основных аминокислот.

Данные табл. 5 показывают, что наибольшее стимулирующее действие на стрептомицинообразование оказывает лизин. Прибавка же к автоклавированной вытяжке основных аминокислот на первые — третьи сутки развития актиномицета почти не сказывается ни на росте мицелия, ни на стрептомицинообразовании. По-видимому, основные аминокислоты необходимы *Act. streptomycini* с первых часов его развития. Следует пояснить, что лизин прибавлялся в среды или сразу, или на третьи сутки, так как наши прежние данные (Агатов и Казанская, 1958 а) показали, что эта аминокислота потребляется очень медленно.

Из химической формулы лизина видно, что он является диаминокапроновой кислотой. Норлейцин и лейцин — также производные капроновой кислоты: первый — α -аминокапроновая кислота, второй — α -аминоизокапроновая кислота:



Следует выяснить влияние этих аминокислот на развитие актиномицета — продуцента стрептомицина — не только в качестве источников азотного азота, но и возможного использования их углеродного скелета. На основании этого предположения к автоклавированной вытяжке, кроме норлейцина и лейцина, добавляли капроновую кислоту (232 мг%). Недостаток же в аминном азоте в среде восполняли за счет увеличения количества $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$.

Таблица 6

Влияние капроновой кислоты и ее производных на рост и стрептомицинообразование *

Источник азота органического вещества	Вс мицелия, мг/100 мл	Время образования максимального количества биомассы, сутки	Количество стрептомицина, γ/мл	Время образования максимального количества стрептомицина, сутки	Количество стрептомицина	
					% к контролю	% к среде с автоклавированной вытяжкой
Соевая мука (контроль)	—	—	1390	5	100	—
Автоклавированная вытяжка	518	3	475	5	35	100
То же + лейцин	426	4	650	6	47	137
» + норлейцин	102	4	33	5	2	7
» + капроновая кислота **	Следы		0		0	0

* Аммонийный азот потребляется на третьи сутки на средах с соевой мукой, автоклавированной вытяжкой и при добавлении лейцина. Глюкоза исчезала из среды только в этих вариантах на 4–5-е сутки.

** pH: 2-е сутки — 6,65; 3-и сутки — 6,89; 4-е сутки 6,98; 5-е сутки — 7,09.

В табл. 6 приведены средние цифры опытов по выяснению влияния на рост и стрептомицинообразование капроновой кислоты и ее производных (лейцина и норлейцина).

Из данных табл. 6 следует, что лейцин благоприятно влияет на образование стрептомицина.

Капроновая кислота угнетает полностью рост; при этом, естественно, образования антибиотика не происходило. Подобно другим моноаминокислотам, на среде с норлейцином отмечался слабый рост и почти не образовывалось стрептомицина.

ВЫВОДЫ

1. На водной вытяжке из соевой муки, стерилизованной фильтрацией через стерильный асбест в фильтре Зейтца, наблюдался хороший рост штамма ЛС-1; при этом образовывалось до 70% стрептомицина (по сравнению с контролем).

2. Щелочная вытяжка из соевой муки неблагоприятна для штамма ЛС-1.

3. Для проведения предварительных балансовых опытов и опытов по влиянию добавок аминокислот и некоторых других веществ оказалось удобным пользоваться автоклавированной вытяжкой из соевой муки.

4. Осадок, получающийся при стерилизации в воде соевой муки, богат азотистыми веществами и в качестве источника органического азота в среде лучше используется штаммом ЛС-1 без предварительного ферментативного гидролиза.

5. При добавлении к автоклавированной вытяжке из соевой муки некоторых аминокислот (аргинина, гистидина и лейцина) повышается выход стрептомицина. Особенно благоприятно наличие в среде лизина; при этом количество антибиотика в культуральной жидкости увеличивается втрое.

6. Добавка к соевой вытяжке моноаминокислот неблагоприятна для роста и стрептомицинообразования.

7. В процессе работы выявлена капроновая кислота — вещество, сильно тормозящее рост и стрептомицинообразование.

ЛИТЕРАТУРА

- Агатов П. А. и Казанская Т. Б. Физиология *Act. streptomycini* в связи с образованием им стрептомицина. III. Динамика азотсодержащих веществ при развитии *Act. streptomycini* на среде с кукурузным экстрактом. Антибиотики, 1958а, № 3, стр. 28.
- Агатов П. А. и Казанская Т. Б. Динамика азотсодержащих веществ при развитии *Act. streptomycini* на синтетической среде. Антибиотики, 1958б, № 5, стр. 31.
- Бринберг С. Л., Сурикова Е. И., Северин В. А., Грабовская О. З., Гринюк Т. И. Сравнительное физиологическое исследование штаммов *Act. streptomycini* в связи с биосинтезом стрептомицина. Тр. Инст. Микробиологии АН СССР, т. 6, 1959, стр. 212.
- Дудыкина Н. В. Роль некоторых фракций кукурузного экстракта в образовании стрептомицина. Антибиотики, 1954, в. XIII, стр. 78.
- Иольсон Л. М. Соя. Химия, технология и применение. Снабтехиздат, М.—Л., 1932.
- Казанская Т. Б. Влияние соевого масла и его компонентов на стрептомицинообразование. Докл. АН СССР, 1958, т. 123, № 3, стр. 561.
- Шапошников В. Н., Агатов П. А., Казанская Т. Б. Фракция кукурузного экстракта, стимулирующая стрептомицинообразование. Методы разделения веществ кукурузного экстракта и сравнительная оценка его фракций. Антибиотики, 1954, в. XIII, стр. 72.
- Шапошников В. Н., Агатов П. А., Казанская Т. Б., Экзерцева И. Г. Стимулирующая роль аминокислот в образовании стрептомицина. Антибиотики, 1954, вып. XIV, стр. 28.

М. Н. Бехтерева, Н. А. Кошелева
и В. Э. Хржановская

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АСТИНОМЫСЕС
LAVENDULAE В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ**

(Институт микробиологии АН СССР)

Настоящее сообщение является продолжением ранее опубликованных работ (Бехтерева и др., 1958; Шапошников и др., 1956) по изучению физиологии *Act. lavendulae* штамма № 1000 (2335), полученного из музея лаборатории Красильникова в Институте микробиологии АН СССР.

Выявление специфики и межвидовых взаимоотношений в сочетании с культуральными и морфологическими особенностями штамма позволяют штаммы *Act. lavendulae*, ранее объединенные в один вид, разделить на группы (Кусаева, 1958).

Экспериментально доказано, что 22 культуры актиномицетов, относимых разными авторами к *Act. lavendulae*, можно разбить на 8 групп, отличных по своим биологическим свойствам. Штамм *Act. lavendulae* № 2335 отнесен к 8-й группе. (Кусаева, 1958). Он обладает спиральными спораносцами, образует овально-круглые споры. На среде Чапека и картофельном агаре воздушный мицелий окрашен в сиренево-коричневый цвет; колонии светло-желтые; пигмент в среду не выделяется. Обладает широким антибактериальным действием на грамотрицательные и грамположительные бактерии, микобактерии, на три вида дрожжей и на *Stachybotrys alternans*.

В предыдущей работе (Бехтерева и др., 1958) были изучены закономерности образования активных протеолитических ферментов в зависимости от состава питательных сред и в связи с ростом и автолизом этих культур в глубинной ферментации. В некоторых опытах было замечено, что образование активного вещества наблюдалось в период интенсивного роста культуры, т. е. было резко сдвинуто в первую фазу процесса, в отличие от многих процессов, в которых образование антибиотика идет во второй фазе.

В связи с этим нам представлялось интересным провести более подробное изучение динамики процесса ферментации, роста и развития культуры при различных условиях культивирования, а также изучить изменения биохимической активности мицелия в связи с его возрастом.

Для продуцентов антибиотиков актиномицетного и грибного происхождения кукурузный экстракт является важным компонентом питательных сред и оказывает большое влияние на выход антибиотика у актиномицетов.

Как показали наши наблюдения и наблюдения других исследователей, изменение концентрации кукурузного экстракта в средах может

влиять на интенсивность автолиза культур, на время появления в среде и выход активных протеолитических ферментов у *Act. lavendulae* (рис. 1), на спорообразование у *Act. streptomycini*, у *Act. globisporus* (штамм № 58) и у *Act. rimosus* (Шапошников и др., 1956; Бехтерева и др., 1958; Прокофьева-Бельговская и др. 1956, 1958).

Среда с кукурузным экстрактом оказалась благоприятной для развития и накопления антибиотика *Act. lavendulae* и мы изучили некоторые физиологические особенности данной культуры на средах, содержащих этот компонент.

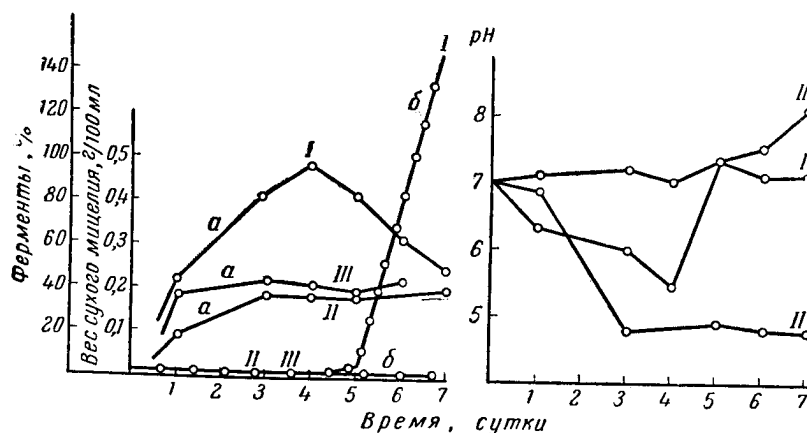


Рис. 1. Зависимость накопления активных протеолитических ферментов от развития и автолиза культуры *Act. lavendulae* 2335, выращенной на среде № 3 с различным количеством кукурузного экстракта:

I — 1%; II — 0,1%; III — 0,1% + мед; а — биомасса; б — протеолитические ферменты

МЕТОДИКА

Ферментация проводилась в 2-литровых колбах, куда наливалось 400 мл питательной среды. Колбы засеивались спорами *Act. lavendulae*, выращенными на картофельном агаре, и встряхивались на качалке со скоростью вращения 150 об/мин. при температуре 26—28°. По ходу процесса проводились следующие определения. Активность антибиотического вещества определялась методом серийных разведений (тест-объектом служил *Staph. aureus*-209); углеводы — по восстановлению меди; общий азот — микрометодом Кьельдаля; аммиак — диффузным способом на чашках.

Активность протеолитических ферментов учитывалась по разложению казеина и выражалась в миллиграммах разложенного казеина на 1 мл среды. Проводилось наблюдение за морфологией культуры. Препараты фиксировались раствором Карнуа, окрашивались метиленовой синей (1 : 1000).

В работе была использована методика краткосрочных (или острых) опытов, которые проводились следующим образом. Несколько 2-литровых колб с 400 мл питательной среды засеивались спорами. Через определенный период времени (1—2—3—4 суток) часть колб снималась, а другая — оставалась для наблюдения за динамикой процесса. Мицелий отделялся от культуральной жидкости центрифугированием, многократно промывался водой, а затем переносился в маленькие колбы на 200 мл,

которые содержали 60 мл среды. Количество мицелия в опыте не превышало количества, содержащегося в обычных условиях при проведении длительной ферментации, т. е. оно было около 0,4—0,5 г/100 мл (по весу сухого мицелия). Этим самым, в отличие от опытов с полежащими культурами, создавались более естественные и благоприятные условия культивирования. В острых опытах проводилось определение pH, биомассы, антибиотической активности и морфологии культуры до и после 8-часового качания на качалке.

Для получения характеристики культуры, взятой для краткосрочного опыта, нами велись наблюдения за процессом ферментации в оставшихся больших колбах. Производилось определение pH, биомассы, антибиотической активности и морфологии культуры. Таким образом, мы имели характеристику того момента, в который бралась культура для острого опыта.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В настоящей работе изучалась сравнительная характеристика динамики процесса ферментации на средах, содержащих кукурузный экстракт двух различных образцов, и на синтетической среде, содержащей те же соединения, но кукурузный экстракт был заменен минеральным фосфором. Варианты сред приводятся ниже. Количество веществ дано в %.

Среда № 1		Среда № 2	
Кукурузный экстракт (обр. № 1)	1,0	Кукурузный экстракт (обр. № 2)	1,0
(NH ₄) ₂ SO ₄	0,35	(NH ₄) ₂ SO ₄	0,35
NaCl	0,5	NaCl	0,5
Глюкоза	1,0	Глюкоза	1,0
Крахмал	1,5	Крахмал	1,0
CaCO ₃	0,5	CaCO ₃	0,5
Среда № 3			
K ₂ HPO ₄	0,056		
(NH ₄) ₂ SO ₄	0,35		
NaCl	0,5		
Глюкоза	1,0		
Крахмал	1,5		
CaCO ₃	0,5		

Процесс ферментации, проведенный на среде № 1 с кукурузным экстрактом, изображен на рис. 2. На этом образце скорость процесса ферментации была очень большой. Процесс накопления антибиотика заканчивался за двое суток, и количество его достигало 44 млрд. усл. ед. Бурный рост биомассы культуры сопровождался резким потреблением глюкозы, аммиачного и общего азота. Скорость потребления глюкозы в пересчете на 1 г сухого мицелия за 1 час достигала 97 мг. На 72-ом часу она оставалась еще высокой (70 мг). На четвертые сутки наступал автолиз культуры, что сопровождалось увеличением в среде общего азота, азота аммиака и повышением pH. Представляет интерес тот факт, что антибиотик появлялся в среде уже в первые сутки роста культуры. Активность в этот период составляла 13 млн. усл. ед. Следовательно, продуктивность мицелия в пересчете на 1 мг мицелия в час за период от 12 до 24 час. составляла 3,961 ед., за период от 24 до 48 час. (в среднем на 36 часу) продуктивность была 4,6 млн. усл. ед. На третьи сутки

ферментации накопления антибиотика не наблюдалось, а в дальнейшем происходило его разрушение.

По кривой биомассы не всегда можно представить скорость ее прироста, т. е. скорость роста культуры в какой-то определенный отрезок времени.

Для получения более наглядной картины следует произвести расчет коэффициента относительной средней скорости роста культуры. Данная величина обозначена условно S_k .

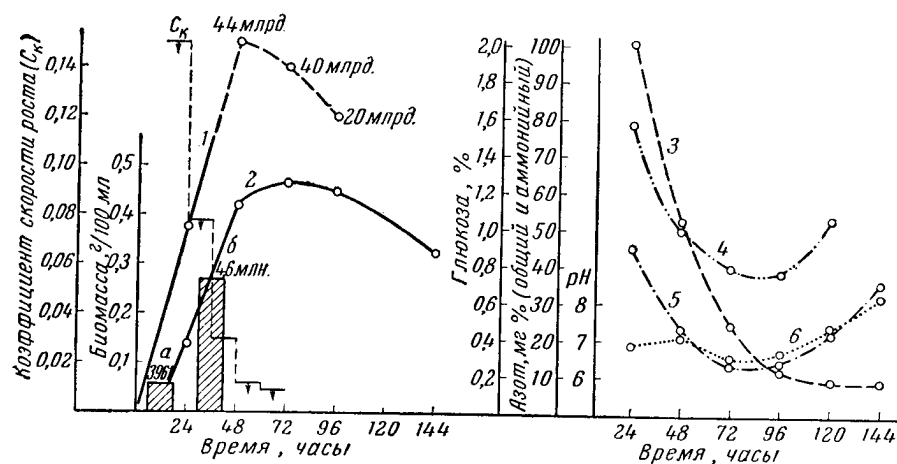


Рис. 2. Динамика процесса на среде № 1 (с кукурузным экстрактом № 1):

1 — антибиотическая активность; 2 — биомасса; 3 — глюкоза; 4 — общий азот; 5 — аммонийный азот; 6 — pH; а и б — продуктивность мицелия в пересчете на 1 мг/час

Коэффициент относительной скорости роста культуры рассчитывается за 1 час для определенного отрезка времени. На рис. 2 показано, что величина S_k по ходу развития культуры *Act. lavendulae* резко меняется. Как и следовало ожидать, наибольшая скорость роста была в первые часы процесса, до 24 час., и несколько замедлялась в промежутке между 24 и 36 час. Следовательно, период интенсивного накопления антибиотика совпадал с моментом наибольшего значения S_k , т. е. с наибольшей относительной скоростью роста. Позже скорость прироста биомассы резко падала, что соответствовало величине $S_k = 0,009$. В этот период мицелий не вырабатывал заметных количеств антибиотика. Отсюда следует, что образование последнего на данном образце кукурузного экстракта было резко сдвинуто к первой фазе процесса и что антибиотик служит продуктом обмена активно растущей молодой культуры. Характерные цитологические особенности, наблюдаемые при развитии культуры *Act. lavendulae*, приведены на рис. 3—6.

Иным примером служили ферментации, проведенные на среде с кукурузным экстрактом № 2 (рис. 7).

Опыты показали, что процесс ферментации на среде № 2 с кукурузным экстрактом значительно затягивался. Скорость потребления общего, аммиачного азота и глюкозы снижалась. На четвертые сутки ферментации в среде оставалось большое количество непотребленных углеводов (до 50% от исходного). Резко отличается от предыдущих опытов кривая изменения pH. Вначале наблюдалось подкисление среды и только к четвертым суткам происходило ее подщелачивание.

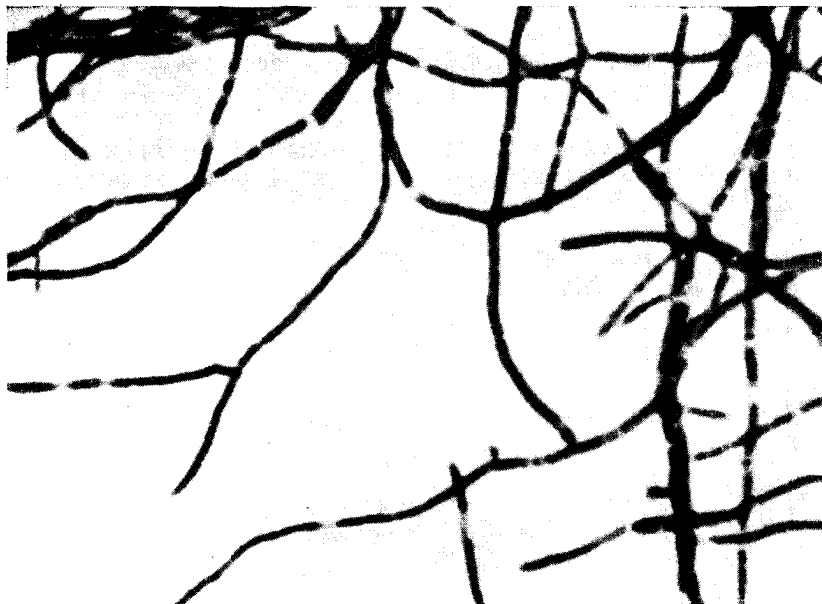


Рис. 3. Развитие *Act. lavendulae* 2335 на среде с кукурузным экстрактом (24-часовая культура).

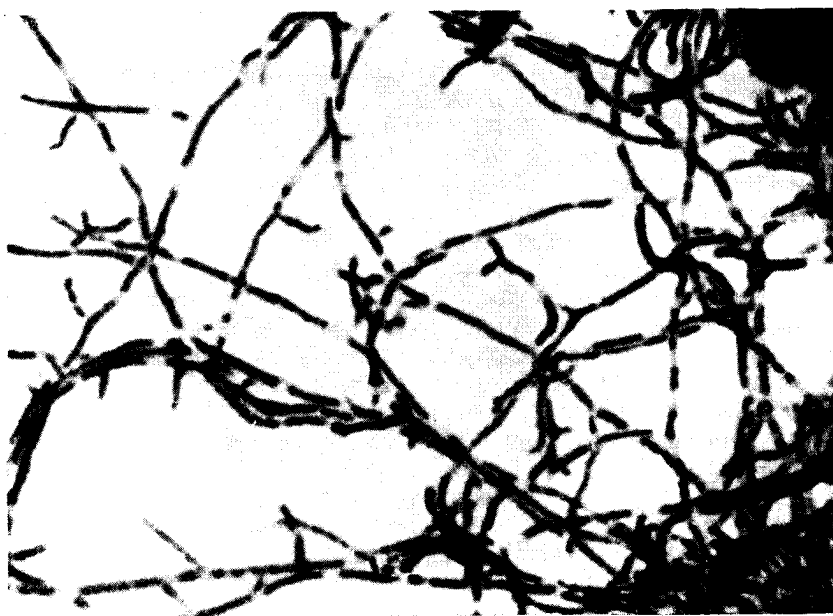


Рис. 4. То же, что на рис. 3 (72-часовая культура).

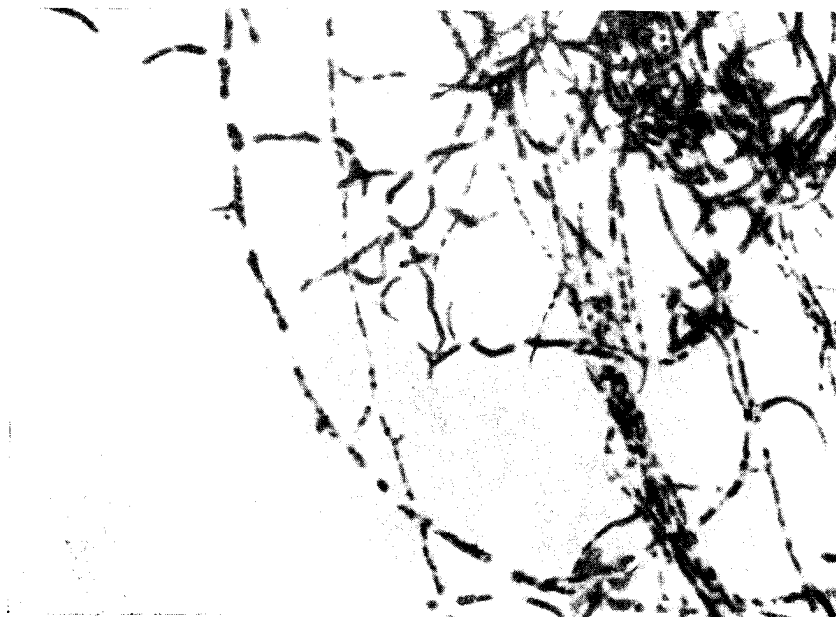


Рис. 5. То же, что на рис. 3 (96-часовая культура).



Рис. 6. То же, что на рис. 3 (5—6-суточная культура).

Кривая роста культуры, отражающая динамику изменения биомассы, имела несколько иной характер. На 48-м часу биомассы было всего лишь 0,29 г/100 мл, в то время как на образце 1 кукурузного экстракта ее количество было 0,45 г. Интенсивность автолиза культуры была значительно больше. Резкий автолиз связан с выделением в среду высокоактивных протеолитических ферментов.

Для данной ферментации характерно изменение коэффициента относительной скорости роста культуры. К 48 час. относительная скорость роста резко упала до 0,01 и продолжительное время, до максимума накопления биомассы, оставалась без изменений.

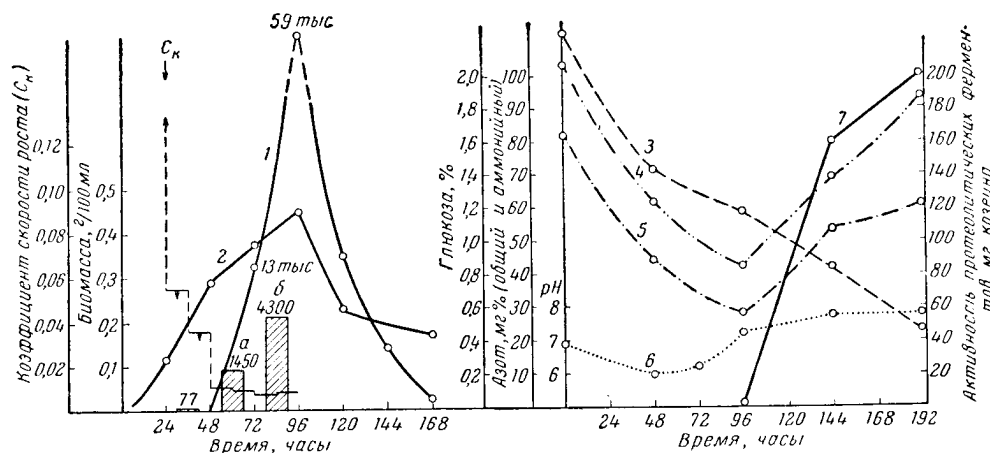


Рис. 7. Динамика процесса на среде № 2 (с кукурузным экстрактом № 2): 1—б и а, б — обозначения те же, что на рис. 2; 7 — протеолитические ферменты.

В период бурного роста культуры, когда C_k был высоким, антибиотик почти не образовывался. Заметное количество антибиотика наблюдалось только на 36-м часу. Скорость образования антибиотика резко возросла к 60 и 80-му часам, т. е. в период, когда величина коэффициента скорости роста была снижена до 0,01. На 60-м часу продуктивность культуры в пересчете на 1 г за 1 час была 1450 усл. ед. На 84-м часу она повысилась до 4300 усл. ед. При резком автолизе культуры накопления антибиотика не было.

В дальнейших опытах изучался характер процесса ферментации *Act. lavendulae* на синтетической среде того же состава (№ 3), но без кукурузного экстракта. В среду добавлялся фосфор в виде K_2HPO_4 . Эта среда оказалась пригодной как для роста, так и для образования антибиотика *Act. lavendulae* (рис. 8).

Процесс ферментации заканчивался за 96 час. Продуктивность мицелия в пересчете на 1 мг за 1 час была высокая и на 70-м часу достигала 14 600 усл. ед. Кривая накопления биомассы мало отличалась от предыдущих опытов на среде № 2 (см. рис. 7), но следует отметить, что в этих условиях максимум биомассы наступал ранее.

Эти факты говорят о том, что для процесса образования антибиотика и нормального развития культуры *Act. lavendulae* из всей сложной смеси веществ, из которой состоит кукурузный экстракт, главное значение принадлежит его фосфорным соединениям.

Следует указать на некоторые особенности и отличия, которые выявились при проведении ферментации на синтетической среде без кукуруз-

ного экстракта. Процесс образования антибиотика протекал в период резкого затухания скорости роста культуры. Продуктивность мицелия в пересчете на 1 мг за 1 час была наибольшей от 60 до 96 час. Образование антибиотика происходило даже в период заметного автолиза культуры. До 48 час. развития выделения антибиотика совсем не наблюдалось. В этот период коэффициент относительной скорости роста культуры (C_k) был высоким.

Выявленные отклонения в процессе ферментации на трех средах показывают, что в зависимости от условий культивирования процесс образования антибиотика у *Act. lavendulae* может быть двухфазным и однофазным. В разбираемом нами примере на среде № 1 грани между первой и второй фазами нет, так как скорость протекания первой фазы

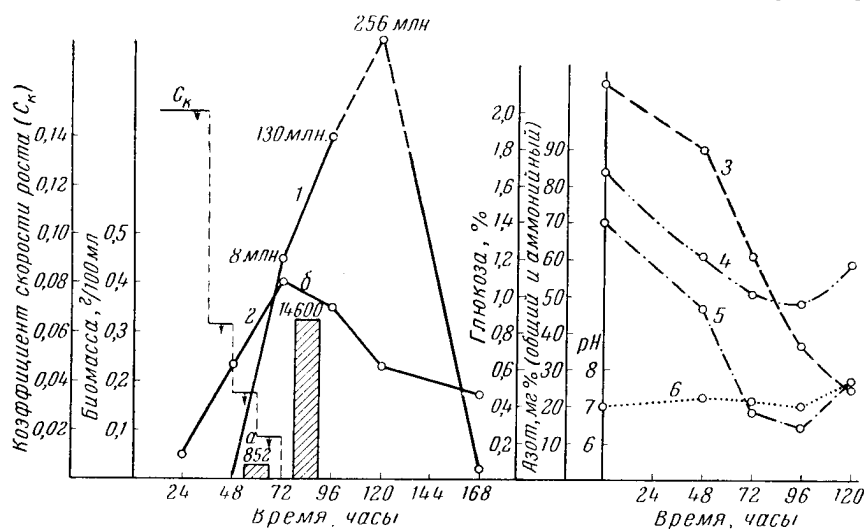


Рис. 8. Динамика процесса на среде № 3 (с минеральным фосфором). Условные обозначения те же, что на рис. 2.

очень велика. Иными словами, антибиотическое вещество культуры *Act. lavendulae* является продуктом обмена и растущей молодой клетки и клетки с резко затухающими ассимилятивными процессами.

На обмен веществ в мицелии, на рост культуры *Act. lavendulae* и на интенсивность автолиза заметное влияние оказывает не только кукурузный экстракт, но и другие компоненты среды. Исключение крахмала из среды и замена его глюкозой приводили к увеличению скорости прироста биомассы и к ускорению автолиза культуры. Начало автолиза сопровождалось также преждевременным и резким накоплением в среде активных протеолитических ферментов (рис. 9).

В следующем разделе настоящей работы приводятся результаты опытов по выявлению физиологических свойств мицелия разного возраста.

Определение биохимической активности мицелия (способности мицелия образовывать антибиотик) проводилось в краткосрочных опытах по схеме, описанной выше в разделе методики. Мицелий выращивался на среде с кукурузным экстрактом и в разные периоды ферментации переносился в одинаковые условия, в одну и ту же среду; следовательно, изменялся только возраст мицелия, а исходная среда оставалась постоянной. В этом состояло отличие от предыдущих опытов, где определя-

лась продуктивность культуры в целом, т. е. в условиях непрерывно меняющейся культуральной жидкости, и расчет продуктивности мицелия был произведен применительно к разной среде (культуральной жидкости), характерной для каждого данного момента ферментации.

Величина биохимической активности мицелия определялась в возрасте 24, 48, 60, 94, 140—160 час. Ниже приводятся средние данные из ряда опытов (рис. 10, 11). Установлено, что мицелий разного возраста

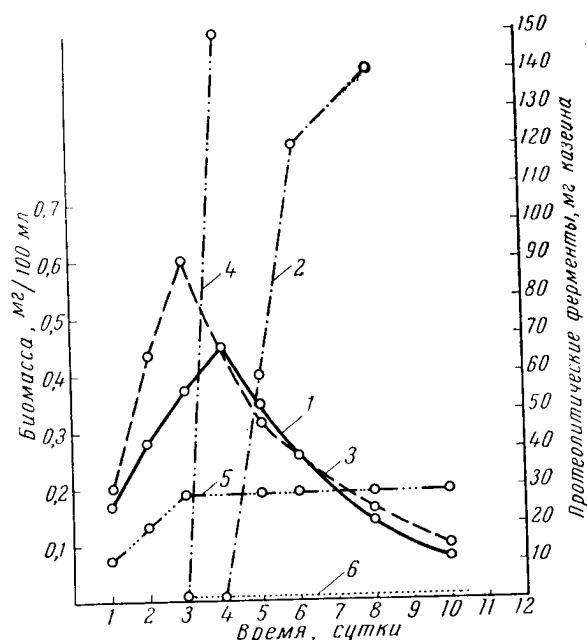


Рис. 9. Рост биомассы, автолиз культуры и накопление протеолитических ферментов в зависимости от содержания крахмала в среде:

С 10%-ным кукурузным экстрактом, с крахмалом; 1 — биомасса; 2 — протеолитические ферменты; без крахмала; 3 — биомасса; 4 — протеолитические ферменты; с 0,1%-ным кукурузным экстрактом; 5 — биомасса; 6 — протеолитические ферменты

явно обладал различным физиологическим состоянием, вследствие чего менялась его способность к образованию антибиотика. Наибольшей активностью обладал мицелий в возрасте 24—48 час., что соответствует следующей морфологической характеристике культуры. Основная масса мицелия находится в виде длинных, мало ветвистых гиф равномерной толщины, с базофильной гомогенной и резко сегментированной плазмой. Некоторые гифы имели мелкозернистые образования в плазме. Споры, метакроматин и автолиз в культуре отсутствуют. Продуктивность такого мицелия составляла от 7790 до 4746 усл. ед.

В более зрелом возрасте (на 97 часу) в мицелии происходили заметные изменения: масса гиф становилась неоднородной, часть гиф обладала слабой базофильней с мелкой и крупной зернистостью в плазме. Многие гифы имели вакуолизированную плазму, были различны по толщине. Встречались сильно утолщенные гифы и гифы-тени. Споры отсутствовали, иногда в клетках встречался метакроматин. Этот период фермента-

ции является переходным. Наступают как бы перелом в процессе и резкое изменение биохимических показателей в культуральной жидкости.

В культуре в эти часы наблюдаются довольно резкие отклонения. Например, иногда начинается резкий автолиз клеток. Этим объясняются и колебания величины биохимической активности мицелия, взятого на 97 часу ферментации.

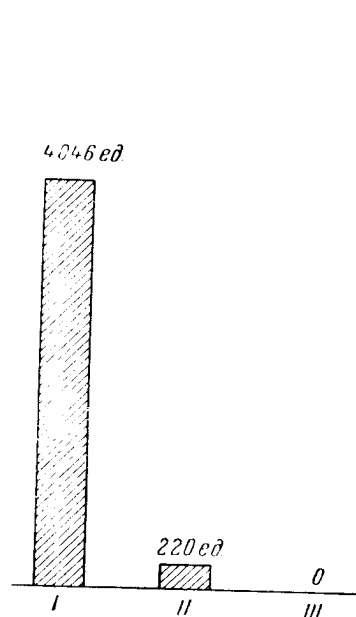


Рис. 10. Количество антибиотического вещества, образованного мицелием различного возраста на одной и той же среде в острых опытах (в пересчете на 1 г/час)

I — 48-час.; II — 96-час.; III — 144-час.

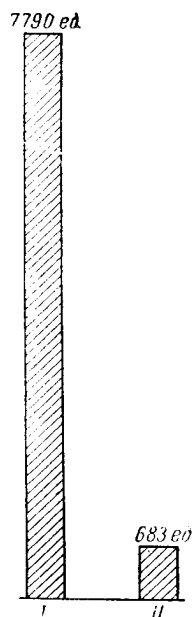


Рис. 11. Количество антибиотического вещества, образованного мицелием различного возраста на одной и той же среде в острых опытах (в пересчете на 1 г/час):

Мицелий: I — 24-час.; II — 96-час.

Если суммировать данные ряда опытов, то в среднем 97-часовой мицелий в пересчете на 1 г/час способен образовывать 220-683 усл. ед., т. е. культура обладает значительно меньшей активностью, чем в 24—48-часовом возрасте.

Гифы 60-часового мицелия очень полиморфны. Встречается много резко автолизированных гиф и гиф-теней. Большинство гиф обладает слабо базофильной плазмой. Плазма содержит мелкую и крупную зернистость, крупная зернистость имеет резко базофильную окраску. Споры отсутствуют, иногда встречается метакроматин. Гифы разнообразны по толщине, встречаются и сильно утолщенные. Продуктивность данного мицелия низкая, иногда мицелий вовсе не способен образовывать активное вещество. Наблюдаются частые колебания выхода антибиотика.

Результаты опытов показывают возрастные изменения физиологических свойств (различную способность мицелия образовывать антибиотик в разном возрасте), происходящие по ходу процесса ферментации *Act. lavendulae*.

Не следует указанные возрастные изменения всегда причислять к указанным часам. Условия проведения ферментации — состав сред, фор-

ма источников азота, углерода, фосфора и другие факторы — могут изменять скорость роста и развития (и даже течение биохимических реакций в клетке); следовательно, время наступления этих возрастных изменений может перемещаться.

ВЫВОДЫ

1. Изучены особенности динамики процесса ферментации и морфологическая характеристика культуры *Actinomyces lovendulae* (штамм 2335) на средах, содержащих кукурузный экстракт, и с заменой его неорганическим фосфором.

2. Установлено, что среды с неорганическим фосфором (вместо кукурузного экстракта) являются пригодными для накопления антибиотического вещества, образующего *Act. lovendulae*, 2335.

3. Антибиотическое вещество культуры *Act. lovendulae*, в зависимости от условий культивирования, является продуктом обмена и растущей молодой клетки и клетки с затухающими ассимилятивными процессами. Следовательно, образование антибиотика может происходить в первой и второй фазах процесса.

4. Биохимическая активность мицелия меняется в зависимости от возраста культуры. В одних и тех же условиях мицелий разного возраста обладает различной способностью образовывать антибиотик.

ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерева М. Н., Кошелева Н. А., Хржановская В. Э. Образование активных протеолитических ферментов в связи с ростом и автолизом глубинных культур актиномицетов. Микробиология, 1958, т. XXVII, вып. 1, стр. 32—37.
- Прокофьева-Бельговская А. А., Пестерева Г. Д. и Рудая С. М. Особенности роста и развития *Actinomyces rimosus* в условиях глубинного образования антибиотика. Микробиология, 1956, т. XXV, вып. 6, стр. 668—674.
- Прокофьева-Бельговская А. А., Орлова Н. В. Зависимость строения и развития *Act. rimosus* и его способности к биосинтезу окситетрациклина от состава среды. Антибиотики, 1958, т. III, № 2, стр. 8—13.
- Шапошников В. Н., Бехтерева М. Н., Кошелева Н. А., Хржановская В. Э. Образование протеолитических ферментов в глубинных культурах актиномицетов. Докл. АН СССР, 1956, т. III, № 4, стр. 890—893.
- Кусајева А. Actinomycety skupiny *Actinomyces lovendulae*. Československá Mikrobiologie. ročník, 3 (1958) — č. 2.

П. А. Агагов, Н. М. Федорова и Л. А. Галанкина

**ДИНАМИКА ФОСФОРСОДЕРЖАЩИХ ВЕЩЕСТВ МИЦЕЛИЯ
АКТИНОМЫСЕС VIOLACEUS В СВЯЗИ С ЕГО СПОСОБНОСТЬЮ
ОБРАЗОВЫВАТЬ АНТИБИОТИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО**

(Институт микробиологии АН СССР)

Актиномицеты все более и более привлекают к себе внимание исследователей, поскольку многие из них являются продуцентами антибиотических веществ. Для усиления функции образования антибиотика у актиномицетов необходимо всестороннее их изучение. Кроме селекции и эмпирического подбора питательных сред и условий, оптимальных для образования антибиотика актиномицетами, по нашему мнению, имеют определенный интерес работы по изучению состояния мицелия как в процессе его формирования, так и в период образования им антибиотического вещества. Такого рода работы могут пролить свет, во-первых, на механизм процесса образования антибиотического вещества актиномицетами, во-вторых, могут помочь установить общие закономерности и специфику процесса образования антибиотического вещества различными видами актиномицетов. Все это, в свою очередь, даст возможность управлять процессами, протекающими в мицелии в желательном для нас направлении.

Литература по динамике веществ в мицелии актиномицетов весьма ограничена (Белозерский и др., 1954; Демяновская и Белозерский, 1954; Губерниев и др., 1956 а и б; Михайловська, 1956; Biffi et al. 1954; Pfenning, 1956; Прокофьева-Бельговская и Демяновская, 1957).

По нашему мнению, для решения указанных задач представляют определенный интерес работы по сравнительному изучению динамики веществ мицелия актиномицета, как интенсивно, так и слабо образующего антибиотическое вещество.

Объектом нашего исследования был *Act. violaceus*. Для этого вида актиномицета Бехтеревой, Кошелевой и Хржановской установлено, что мицелий, выращенный на среде Чапека до момента интенсивного синтеза им антибиотического вещества, будучи перенесенным на новую среду Чапека, в течение первых 24 час. слабо образует антибиотическое вещество. Если же мицелий *Act. violaceus*, выращенный на среде Чапека до момента интенсивного синтеза им антибиотического вещества, перенести на среду Чапека, не содержащую источника азота, то в течение первых 24 час. он интенсивно образует антибиотическое вещество. Поэтому интересно сравнить состав мицелия, находящегося в среде, благоприятной и не благоприятной для образования им антибиотического вещества.

Исследования по сравнительному изучению мицелия *Act. violaceus* были начаты с установления соотношения между его фосфоросодержа-

щими компонентами как веществами, принимающими большое участие в биохимических процессах клетки.

Мицелий *Act. violaceus* выращивали на среде Чапека в плоскодонных колбах при глубинном культивировании его на качалке. В момент интенсивного синтеза им антибиотического вещества мицелий был стерильно отделен и отмыт от культуральной жидкости. Разделив все полученное количество мицелия на три части, одну часть мы использовали для получения препарата исходного мицелия; две другие же части были использованы в остром опыте, т. е. перенесены в одном случае на благоприятную среду (среда Чапека без источника азота), а в другом случае — на среду, не благоприятную (среда Чапека) для дальнейшего синтеза мицелием антибиотического вещества. После 21-часового культивирования на качалке мицелий обоих вариантов был снова отделен и отмыт от культуральной жидкости.

Таблица 1

Распределение фосфора по фракциям веществ мицелия
Actinomyces violaceus

Мицелий	% на абсолютно сухой мицелий в веществах				% к общему количеству фосфора мицелия в веществах			
	липидных	кислоторастворимых	кислотонерастворимых	общий Р	общий Р	кислоторастворимых	кислотонерастворимых	липидных
Исходный	0,05	0,18	1,06	1,29	100	13,6	82,0	4,3
Острый опыт								
Интенсивно образующий антибиотическое вещество	0,07	0,28	1,03	1,38	100	20,3	74,6	5,1
Слабо образующий антибиотическое вещество	0,05	0,27	0,40	0,72	100	37,3	55,4	7,3

Параллельно со сбором материала мы определяли антибиотическую активность культуральной жидкости и выражали ее в единицах разведения, взяв тест-объектом *Staphylococcus aureus*.

Активность культуральной жидкости после отделения исходного мицелия составляла 12 800 ед.; активность культуральной жидкости острого опыта после отделения мицелия от среды, благоприятной для образования антибиотического вещества, составляла 102 400 ед., а в случае среды, не благоприятной для антибиотикообразования, всего 3200 ед.

Вещества полученных препаратов мицелия были разделены на три фракции: кислоторастворимые (7%-ная трихлоруксусная кислота на холоду), растворимые в органических растворителях (спирт, эфир, хлороформ) и кислотонерастворимые.

Во всех фракциях было определено содержание фосфора колориметрическим методом, по Фиске и Субарру, при помощи фотоколориметра ФЭК-54.

Данные распределения фосфора по фракциям приведены в табл. 1. Мицелий *Act. violaceus*, интенсивно образующий антибиотическое вещество, богаче фосфором, чем мицелий, слабо его образующий. Обогащение фосфором мицелия, интенсивно образующего антибиотическое вещество, происходит главным образом за счет его кислотонерастворимой фракции. Из данных этой же таблицы видно, что к моменту интенсивного проду-

цирования мицелием антибиотического вещества главное количество фосфора (около 80%) находится в высокомолекулярных веществах (кислотонерастворимая фракция) и лишь незначительное (около 15%) — в низкомолекулярных (кислоторастворимая фракция). Примерно такая же картина распределения фосфора по фракциям наблюдается в случае перенесения мицелия и культивирования его в течение 21 часа на среде, благоприятной для синтеза антибиотика.

Совсем иная картина в распределении фосфора по фракциям была отмечена в мицелии, перенесенном и культивированном в течение 21 часа на среде, не благоприятной для синтеза антибиотического вещества. Так, количество фосфора высокомолекулярных веществ в данном случае составляет лишь 55% от общего количества фосфора в мицелии. Количество же фосфора низкомолекулярных веществ возрастает до 40% от общего его количества в мицелии.

Установив различие в распределении фосфора по фракциям веществ мицелия *Act. violaceus*, находящегося в среде, благоприятной и не благоприятной для образования им антибиотического вещества, мы хотели также установить количество отдельных фосфорсодержащих веществ в нем. В настоящей работе нами было произведено количественное определение нуклеиновых кислот и продуктов их обмена. Общее количество нуклеиновых кислот в кислотонерастворимой фракции и общее количество пуриновых и пиримидиновых оснований в кислоторастворимой фракции мы определяли при помощи спектрофотометра СФ-4. Количество рибонуклеиновой кислоты в кислотонерастворимой фракции мицелия и рибонуклеотидов в кислоторастворимой фракции мы определяли колориметрическим орциновым методом, а количество ДНК в кислотонерастворимой фракции и дезоксирибонуклеотидов в кислоторастворимой фракции — колориметрическим методом, по Дише, при помощи фотоколориметра ФЭК-54.

Сведения по содержанию нуклеиновых кислот и продуктов их обмена приведены в табл. 2.

Из данных таблицы видно, что мицелий, интенсивно образующий антибиотическое вещество, содержит гораздо большее количество нуклеиновых кислот и продуктов их обмена, чем мицелий, слабо образующий антибиотическое вещество.

Таблица 2

Содержание нуклеиновых кислот и продуктов их обмена
в мицелии *Actinomyces violaceus*
(в % на абсолютно сухой мицелий)

Мицелий	Общее количество нуклеиновых кислот	РНК	ДНК	Рибонуклеотиды	Дезоксирибонуклеотиды	Пуриновые и пиримидиновые основания кислоторастворимой фракции мицелия		
						общее количество	в составе нуклеотидов	свободные
Исходный	3,09	2,79	0,51	1,45	0,00	1,41	0,56	0,85
Острый опыт								
Интенсивно образующий антибиотическое вещество	3,01	3,32	0,50	2,25	0,00	1,72	0,86	0,86
Слабо образующий антибиотическое вещество	1,40	1,36	0,17	0,43	0,00	0,16	0,16	0,00

Обращает на себя внимание отсутствие ощутимых количеств свободных пуриновых и пиримидиновых оснований в мицелии, слабообразующем антибиотическое вещество, в то время как в мицелии, интенсивно синтезирующем антибиотическое вещество, количество свободных пуриновых и пиримидиновых оснований составляет, примерно, половину от общего количества их в кислоторастворимой фракции мицелия.

Интересно отметить, что нами в кислоторастворимой фракции мицелия ни в одном случае не было обнаружено дезоксирибонуклеотидов.

Чтобы представить себе распределение фосфора между отдельными компонентами клетки, нами сделан пересчет содержания фосфора в отдельных веществах мицелия (см. табл. 2) к общему содержанию его в мицелии. Пользуясь этими данными, а также данными табл. 1, мы смогли учесть количественное содержание фосфора нерасшифрованных еще нами соединений (табл. 3). В группу высокомолекулярных соединений могут входить фосфопротеины и кислотонерастворимые полифосфаты, а в группу низкомолекулярных соединений — фосфорилированные промежуточные продукты обмена и кислоторастворимые полифосфаты¹.

Таблица 3

Количество фосфора некоторых веществ мицелия *Act. violaceus*
(в % к общему количеству фосфора мицелия)

Мицелий	Нуклеиновые кислоты	Кислотонерастворимые соединения нерасшифрованной природы	Нуклеотиды	Кислоторастворимые соединения нерасшифрованной природы
Исходный	23,2	58,8	10,9	2,7
Острый опыт				
Интенсивно образующий антибиотическое вещество	21,0	53,6	15,2	5,5
Слабо образующий антибиотическое вещество	18,0	37,4	5,5	31,8

Из данных, помещенных в табл. 3, видно, что на нуклеиновые кислоты приходится около 20% общего количества фосфора мицелия, как интенсивно, так и слабо синтезирующего антибиотическое вещество.

Особого внимания заслуживают данные по количеству фосфора, приходящегося на долю нерасшифрованных соединений. В мицелии, интенсивно образующем антибиотическое вещество, около 55% его фосфора приходится на долю высокомолекулярных соединений не нуклеиновокислого характера и лишь около 5% низкомолекулярных веществ не нуклеотидного характера. В мицелии же, слабообразующем антибиотическое вещество, на долю высокомолекулярных соединений не нуклеиновокислого характера приходится 35—40% общего количества его фосфора, но зато на долю низкомолекулярных веществ не нуклеотидного характера в этом случае приходится около 30% общего количества фосфора мицелия.

На основании данных настоящего исследования можно прийти к следующему заключению: мицелий *Act. violaceus* начинает интенсивно син-

¹ Полифосфаты — биологически важные вещества; по литературным данным, обнаружены в кислоторастворимой и кислотонерастворимой фракциях веществ микроорганизмов (Белозерский и Кулаев, 1957; Кулаев и Белозерский, 1957; Krishnan и др., 1957).

тезировать антибиотическое вещество тогда, когда в нем ослабевает процесс синтеза фосфорсодержащих соединений, но еще нет заметной их деградации, т. е. когда большая часть фосфора мицелия находится в высокомолекулярных веществах, главным образом в веществах, не относящихся к нуклеиновым кислотам. Такое же состояние мицелия сохраняется при перенесении интенсивно образующего антибиотическое вещество мицелия на среду, не благоприятную для его развития (среда Чапека без источника азота). При этом его способность образовывать антибиотическое вещество не ослабевает.

Иная картина наблюдается при перенесении интенсивно синтезирующего антибиотическое вещество мицелия на среду, благоприятную для его развития (среда Чапека). В этом случае в мицелии заметно уменьшается количество фосфора во фракции высокомолекулярных веществ, главным образом за счет веществ, относящихся к нуклеиновым кислотам, зато сильно возрастает количество фосфора во фракции низкомолекулярных веществ, главным образом за счет веществ не нуклеотидного характера.

Подмеченный нами факт большего содержания кислотонерастворимых веществ не нуклеиновокислого характера в мицелии, более интенсивно образующем антибиотическое вещество, заслуживает особого внимания. Не исключена возможность, что в кислотонерастворимой фракции веществ интенсивно образующего антибиотическое вещество мицелия находятся фосфорсодержащие соединения, принимающие активное участие в синтезе антибиотического вещества.

ВЫВОДЫ

1. Мицелий *Actinomyces violaceus*, интенсивно образующий антибиотическое вещество, богаче фосфором, чем мицелий, слабо его образующий.

2. Преобладающее количество фосфора у интенсивно синтезирующего антибиотическое вещество мицелия принадлежит кислотонерастворимым веществам.

3. В мицелии, слабообразующем антибиотическое вещество, в отличие от интенсивно его образующего мицелия, значительное количество фосфора принадлежит кислоторастворимым веществам; количество же фосфора кислотонерастворимых веществ в нем, наоборот, меньше.

ЛИТЕРАТУРА

- Белозерский А. Н., Знаменская М. П., Раутенштейн Я. И., Одинцова М. С., Пронякова Г. В., Родионова Н. А. Сравнительное биохимическое изучение чувствительных и устойчивых к актинофагам форм *Actinomyces globisporus streptomycini* Kras. Биохимия, 1954, т. 19, стр. 326.
- Белозерский А. Н. и Кулаев И. С. Полифосфаты и их значение для развития *Aspergillus niger*. Биохимия, 1957, т. 22, стр. 29.
- Белозерский А. Н., Шугаева Н. В. и Спирин А. С. Состав дезоксирибонуклеиновых кислот у различных видов актиномицетов. Докл. АН СССР, 1958, т. 119, стр. 330.
- Губерниев М. А., Уголова Н. А., Торбочкина Л. И. О нуклеиновых кислотах и фосфорных соединениях в мицелии *Actinomyces aureofaciens*. Антибиотики, 1956, т. I, № 3, стр. 8.
- Губерниев М. А., Уголова Н. А., Торбочкина Л. И. Содержание нуклеиновых кислот и фосфорных соединений в мицелии *Actinomyces rimosus* на различных стадиях развития. Антибиотики, 1956, т. I, № 6, стр. 25.
- Демянковская Н. С. и Белозерский А. Н. Дезоксирибонуклеиновая кислота *Actinomyces globisporus streptomycini* Kras. Биохимия, 1954, т. 19, стр. 688.

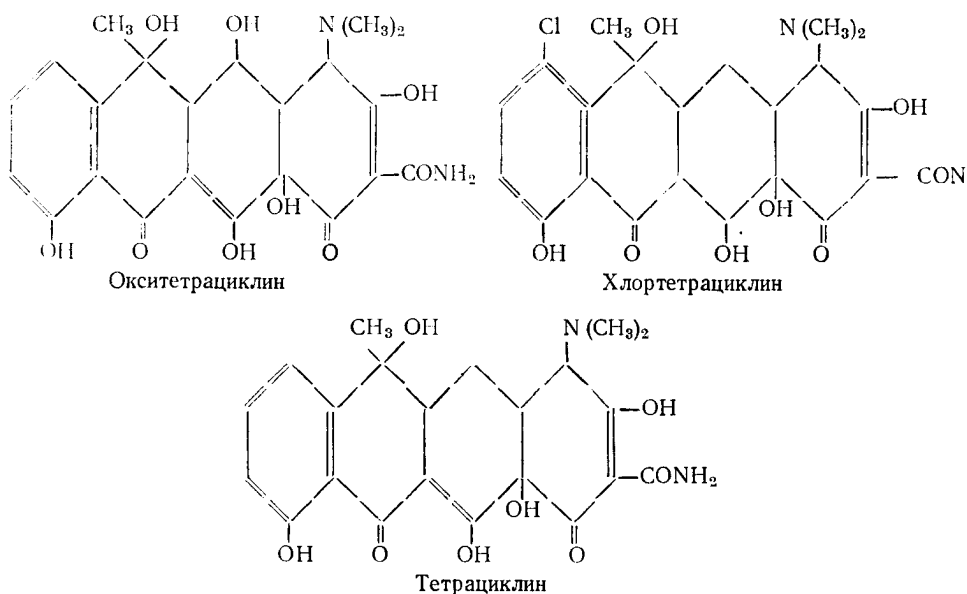
- Кулаев И. С. и Белозерский А. Н. Изучение при помощи P^{32} физиологической роли полифосфатов в процессе развития *Aspergillus niger*. Биохимия, 1957, т. 22, стр. 587.
- Михайловська Т. Ц. Дані з біохімії фосфорних сполук штамів *Aspergillus niger* і *Actinomyces violaceus* як утворюють антибіотики. Укр. біохім. жур., 1956, т. 28, № 4, стр. 465.
- Прокофьева-Бельговская А. А. и Демяновская Н. С. Цитологические и биохимические изменения *Actinomyces globisporus streptomycini* Kras. при биосинтезе стрептомицина в условиях глубинного культивирования. Микробиология, 1957, т. 26, стр. 22.
- Biffi G., Boretta G., Di Marco A. and Pennella P. Metabolic Behavior and Chlorotetracycline Production by *Streptomyces aureofaciens* in Liquid Culture. Appl. Microbiol., 1954, v. 2, p. 288.
- Krishnan P., Dample S., Bajaj V. Studies on the Role of «Metaphosphate» in Molds. II. The Formation of «Soluble» and «Insoluble» Metaphosphates in *Aspergillus niger*. Arch. Biochem. Biophys. 1957, v. 67, p. 35.
- Pfeiffer N. Veränderungen einfacher aminostickstoffhaltiger Substanzen in Mycel und Kulturmedium während des Wachstums von *Streptomyces spec.* Arch. für Mikrobiologie, 1956, B. 25, S. 111.

Н. В. Орлова, Л. А. Попова,
В. Г. Макаревич, Т. П. Верховцева

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОДУЦЕНТОВ ТЕТРАЦИКЛИНОВ

(Всесоюзный научно-исследовательский институт антибиотиков)

Антибиотики — окситетрациклин, хлортетрациклин и тетрациклин — весьма близки по своему химическому строению и лечебному действию, что явилось основанием для сравнительного изучения физиологических особенностей их продуцентов. Настоящая статья представляет обзор исследований, проведенных в отделе физиологии Всесоюзного научно-исследовательского института антибиотиков (ВНИИА).



Опыты ставились с *Act. rimosus* 8229, 118 и 293 — продуцентами окситетрациклина — и *Act. aureofaciens* 536, 112 и 16 — продуцентами хлортетрациклина и тетрациклина, полученными из отдела селекции ВНИИА. Условия выращивания культур, проведение ферментации и методы анализов подробно изложены в предыдущих работах (Орлова и Верховцева, 1957; Белоусова, Попова, 1958; Макаревич и Лазникова, 1959; Ша-

пошников, Зайцева и Орлова, 1958). Ниже дается состав основных ферментационных сред для получения тетрациклинов (табл. 1).

Таблица 1

Состав основных ферментационных сред для получения тетрациклинов

Компоненты	Среды для тетрациклина		Среды для хлортетрациклина					Среды для окситетрациклина		
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 3	№ 8	№ 9
Кукурузный экстракт*	0,5	—	0,5	—	0,5	—	—	0,5	—	—
Зола экстракта	—	—	—	0,5	—	—	—	—	0,035	—
Соевая мука	—	—	—	—	—	—	1,0	—	—	—
Крахмал	2,5	2,5	3,0	2,5	2,5	2,5	2,5	3,0	3,0	2,5
Глюкоза	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	0,2
(NH ₄) ₂ SO ₄	—	0,5	0,4	0,4	—	0,5	—	0,4	0,5	0,1
NH ₄ NO ₃	0,5	—	—	—	0,5	—	0,5	—	—	—
Аммоний роданистый	0,05	0,05	—	—	—	—	—	—	—	—
Бензил роданистый	—	—	—	—	1μг/мл	1μг/мл	—	—	—	—
NaBr	0,2	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—
NaCl	—	—	0,5	0,2	0,2	0,2	0,2	0,5	0,5	—
CaCO ₃ **	0,5	0,4	0,5	0,4	0,4	0,5	0,5	0,5	0,5	—
MgSO ₄ ·7H ₂ O	—	0,05	—	—	—	0,05	—	—	—	0,02
KH ₂ PO ₄	—	0,02	—	—	—	0,02	—	—	—	—
K ₂ HPO ₄	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,03
Янтарная кислота	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,46
Аммиак	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1
FeSO ₄ ·7H ₂ O	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,001
MnCl ₂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,0008
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,001

* По сухому весу.

** Углекислый кальций в средах № 2, 4, 6, 7 и 8 стерилизуется отдельно.

На первых этапах исследования казалось целесообразным сопоставить основные показатели процесса исследуемых культур (табл. 2 и рис. 1).

Как показывает это сопоставление, проведенное на среде с кукурузным экстрактом, широко применяющимся в производстве антибиотиков *Act. aureofaciens* обладает более быстрым темпом роста и развития: раньше накапливает основную массу мицелия, быстрее потребляет питательные вещества среды, быстрее автолизирована.

Продуцент окситетрациклина длительное время сохраняет способность к росту, благодаря чему вес мицелия до 96—120 час. ферментации не снижается или снижается незначительно. Существенное различие наблюдается в характере развития обоих продуцентов. *Act. rimosus* свойственен ранний (на 1 и 2-е сутки) распад на споры с последующей сменой поколений (Прокофьева-Бельговская, Пестерева и Рудая, 1956). *Act. aureofaciens*, напротив, никогда не образует глубинных спор, и смен поколений у него не наблюдается (Прокофьева-Бельговская и Орлова, 1956). Однако эти различия могут быть в значительной степени сняты условиями культивирования (Орлова и Верховцева, 1959а; Прокофьева-

Таблица 2

Характеристика процесса ферментации продуцентов тетрациклинов
на среде № 3 с кукурузным экстрактом

Показатели	Штаммы			
	8229	118	536	16
Окситетрациклин $\mu\text{г/мл}$	1660	3160	—	—
Хлортетрациклин $\mu\text{г/мл}$	—	—	930	1470
Время максимальной активности, часы	107	100—112	70	48—52
Вес мицелия через 24 часа, $\text{мг}\%$	366	—	495	—
максимальный, $\text{мг}\%$	880	—	788	—
Время максимума развития мицелия, часы . .	69	—	47	—
Углеводы через 48 час., $\%$	0,8	—	0,36	—
Время потребления углеводов, часы	83	—	65	—
Максимальное количество белкового азота в культуральной жидкости, $\text{мг}\%$	19,1	—	9,7	—
Продуктивность мицелия, $\mu\text{г/мг}^*$	189	390	118	184

* Продуктивность — количество антибиотика на единицу веса сухого мицелия.

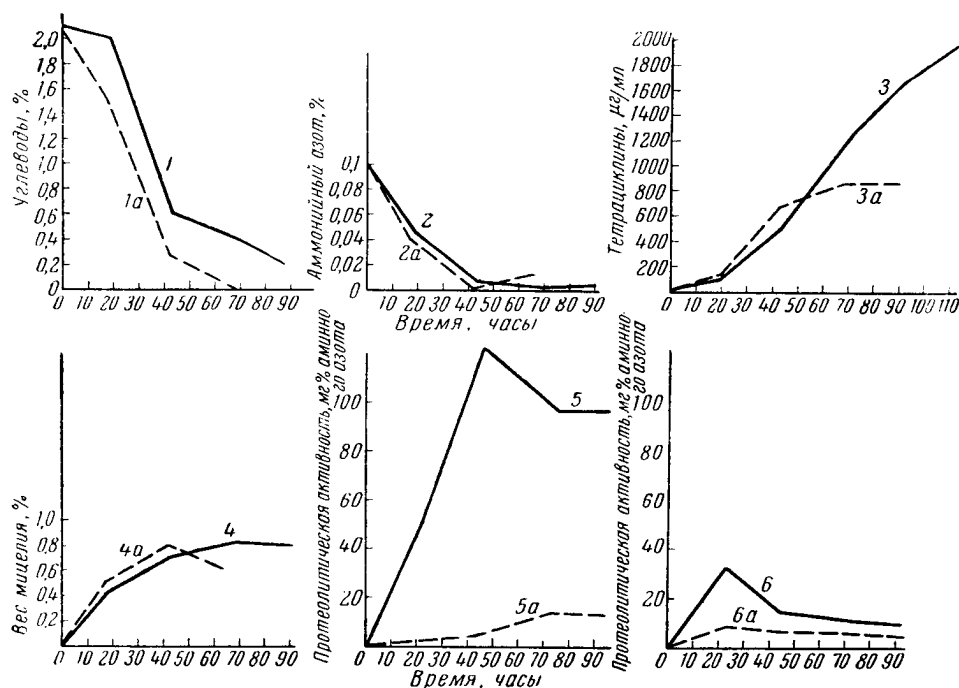


Рис. 1. Характеристика роста, потребления питательных веществ, изменения протеолитической активности и накопления тетрациклинов (среда с кукурузным экстрактом № 3).

1, 1a — углеводы, 2, 2a — аммонийный азот; 3, 3a — тетрациклины; 4, 4a — вес мицелия; 5, 5a — протеолитическая активность культуральной жидкости; 6, 6a — протеолитическая активность мицелия: 1—6 — *Act. rimosus* 8229. 1a—6a — *Act. aureofaciens* 536.

Бельговская и Орлова, 1958). С ранним распадом мицелия *Act. rimosus* на споры и сопутствующим ему автолизом части гиф, по-видимому, связано выделение в среду значительных количеств белкового азота. *Act.*

aureofaciens выделяет в среду значительно меньшие количества белкового азота.

Протеолитическая активность мицелия *Act. rimosus* и культуральной жидкости при ферментации окситетрациклина значительно выше, чем соответствующая активность при ферментации хлортетрациклина (Орлова и Верховцева, 1957).

В тесной связи с особенностями роста и развития обеих культур находится процесс образования антибиотиков. Наиболее интенсивный биосинтез наблюдается в период замедленного роста продуцентов, и у *Act. aureofaciens* он наступает и заканчивается раньше, чем у *Act. rimosus*. Последний образует вдвое больше антибиотика. Сопоставление обоих продуцентов по их максимальной продуктивности (см. табл. 2) показывает, что продуктивность мицелия *Act. rimosus* выше, чем *Act. aureofaciens*.

Еще более существенные различия между продуцентами были обнаружены в их отношении к источникам минерального азота. Было установлено (табл. 3), что оба организма хорошо растут и образуют наибольшее количество антибиотика на средах с аммонийным азотом. Нитратный азот менее благоприятен.

Таблица 3

Рост продуцентов, использование питательных веществ и образование антибиотиков при ферментации на средах с различными источниками неорганического азота (среда №3 с кукурузным экстрактом)

Источник азота	Штамм	Концентрация, $\mu\text{г/мл}$		Использование азота, %		Вес мицелия, мг\%
		окситетрациклина	хлортетрациклина	аммонийного	нитратного	
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	<i>Act. aureofaciens</i>	—	952	71	—	768
NH_4Cl		—	1082	68	—	802
$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	536	—	155	64	—	726
NH_4NO_3		—	1023	76	0	776
NaNO_3		—	244	—	45	613
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	<i>Act. rimosus</i>	1758	—	81	—	833
NH_4Cl		1553	—	78	—	804
$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	8229	284	—	89	—	809
NH_4NO_3		833	—	44	37	637
NaNO_3		547	—	—	100	628

Сравнение продуцентов на среде с нитратным азотом показало, что *Act. rimosus* использует нитратный азот значительно лучше и синтезирует при этом больше антибиотика, чем *Act. aureofaciens*. Это различие в отношении к нитратному азоту особенно отчетливо наблюдается при введении в среду нитрата аммония. Продуцент окситетрациклина потребляет в этом случае одновременно две формы азота, тогда как *Act. aureofaciens* использует только аммонийный азот. Биологический смысл одновременного использования окисленной и восстановленной форм азота, по-видимому, заключается в регулировании pH, в поддержании его на уровне, благоприятном для роста и развития продуцента (Орлова и Верховцева, 1959a).

Следует отметить, что в среде № 8, где кукурузный экстракт заменен золой экстракта, *Act. rimosus* теряет способность потреблять нит-

ратный азот в присутствии аммонийной соли (Орлова и Верховцева, 1959а).

Особое внимание следует обратить на отношение обоих актиномицетов к фосфорнокислой соли аммония. На среде с фосфорнокислым аммонием, несмотря на хороший рост продуцентов, почти не наблюдается образования антибиотиков, что связано с отрицательным влиянием на биосинтез тетрациклинов больших количеств минерального фосфора.

Изучение влияния на процесс ферментации различных форм органического азота (различные белки, пептон, аминокислоты) показало, что органический азот используется продуцентами тетрациклинов. Особенно легко расщепляет белки *Act. rimosus*, обладающий высокой протеолитической активностью. Однако в случае использования органических азотистых веществ в качестве единственных источников азота тетрациклинов, как правило, образуется меньше, чем в средах с аммонийным азотом. Наиболее интенсивный биосинтез наблюдается в присутствии и минерального и органического азота.

Обычно в качестве источников органического азота применяют белки растительного происхождения (кукурузный экстракт, соевую и арахисовую муку, хлопковый и подсолнечный жмыхи и т. п.) как наиболее доступные и дешевые источники сырья (Орлова и Кочетова, 1954; Орлова, Чумак и Верховцева, 1955; Орлова, Бычкова и Постнова, 1956; Попова, 1958; Кац, 1958).

Исследование влияния различных углеводов на ферментацию тетрациклинов показало, что продуценты значительно различаются и по отношению к источникам углерода (Орлова и Верховцева, 1957). *Act. rimosus* растет на средах с крахмалом, мальтозой, глюкозой, галактозой, гидролом, глицерином и маннитом; *Act. aureofaciens* на средах с галактозой и маннитом не растет. Оба продуцента не сбраживают лактозы и сахарозы. Наиболее быстро из исследованных углеводов потребляется глюкоза: она полностью исчезает уже к 45 час. ферментации. В соответствии со скоростью потребления углеводов находится и рост продуцентов — более быстрый на среде с глюкозой и более медленный — на других средах. Однако, если интенсивное потребление глюкозы не очень резко влияет на синтез хлортетрациклина, то оно оказывается резко неблагоприятным для образования окситетрациклина, по-видимому, в связи с более длительным *Act. rimosus* периодом роста и биосинтеза антибиотика. Из других источников углерода продуценты тетрациклинов используют также органические кислоты и жиры (Орлова, 1957; Попова, Белозерова и Левитов, 1955; Попова, Левитов и Степанова, 1954).

Из исследованных кислот стимулирующее влияние на биосинтез окситетрациклина и хлортетрациклина оказывает молочная кислота (табл. 4).

Содержащаяся в кукурузном экстракте молочная кислота, вероятно, имеет также некоторое значение для биосинтеза антибиотиков. Однако количество ее в кукурузном экстракте недостаточно для образования максимального количества окситетрациклина, и дополнительное введение ее в среду приводит к стимуляции синтеза антибиотика (Орлова и Верховцева, 1959б).

Опыты по влиянию жиров на ферментацию показали, что добавление жиров к средам, содержащим недостаточное количество углеводов, усиливает рост продуцентов и стимулирует биосинтез тетрациклинов, особенно у *Act. aureofaciens*. Стимулирующее действие жиров в значительной степени зависит от условий аэрации (табл. 5), усиливает рост

Таблица 4

Влияние молочной кислоты на образование хлортетрациклина
и окситетрациклина

Штамм	№ среды	Количество добавленной молочной кислоты, %	Концентрация антибиотика	
			мг/мл	% от контроля
<i>Act. aureofaciens</i> 112	4	0,0	478	100
		0,5	567	129
То же	7	0,0	480	100
		0,2	675	140
» 536*	5	0,0	460	100
		0,2	640	139
» 16	6	0,0	506	100
		0,2	550	108
<i>Act. rimosus</i> 8229	8	0,0	1817	100
		0,4	2612	144
<i>Act. rimosus</i> 118	8	0,0	2440	100
		0,2	2880	118
То же	3	0,0	2920	100
		0,2	3410	117
<i>Act. rimosus</i> 293	8	0,0	1320	100
		0,2	1860	141

* На среде с малопродуктивным экстрактом после удаления из него избытка неорганического фосфора. На хорошем кукурузном экстракте положительного эффекта не получается.

продуцентов и стимулирует биосинтез тетрациклинов, особенно у *Act. aureofaciens*. Стимулирующее действие жиров в значительной степени зависит от условий аэрации (табл. 5).

Таблица 5

Стимулирующее действие подсолнечного масла
на биосинтез хлортетрациклина шт. № 536
в зависимости от условий аэрации
(среда № 3)

Объем среды, мл	Концентрация масла, %	Количество хлортетрациклина	
		мг/мл	% к контролю
60	0,5	1440	200
	0,0	720	100
	0,5	1140	175
125	0,0	650	100
	0,5	450	90
200	0,0	500	100

По скорости потребления жиров продуценты тетрациклинов различаются довольно резко: *Act. rimosus* использует жиры интенсивнее, чем *Act. aureofaciens* (табл. 6).

Таблица 6
Потребление подсолнечного масла продуцентами
тетрациклинов

Продуцент	Время ферментации, часы			Потреблено масла, % от исходного количества
	0	48	72	
	содержание масла, %			
<i>Act. aureofaciens</i> . . .	0,50	0,43	0,40	20
<i>Act. rimosus</i>	0,50	0,27	0,07	86

С этим, по-видимому, связан тот факт, что при производстве окситетрациклина при пеногашении расходуется значительно больше жира, чем при производстве хлортетрациклина, хотя по интенсивности вспенивания культуральные жидкости обоих продуцентов разнятся незначительно (Лазникова и Орлова, 1957).

Существенную роль в процессах ферментации тетрациклинов играет неорганический фосфор. Установлено, что от концентрации неорганического фосфора в среде зависят скорость потребления углеводов, образование кислот, характер развития продуцентов и биосинтез тетрациклинов (Бельговская, Попова и др., 1957; Макаревич и Лазникова, 1959; Прокофьева-Бельговская и Орлова, 1958; Орлова и Верховцева, 1959б; Прокофьева-Бельговская и Попова, 1959). Для синтеза максимальных количеств тетрациклинов необходима строго определенная концентрация неорганического фосфора в среде (табл. 7).

Таблица 7
Оптимальная концентрация фосфора для образования
тетрациклинов в зависимости от условий ферментации

Продуцент	Антибиотик	штамм	№ среды	Объем среды, мл	Оптимальная концентрация неорганического растворенного фосфора, мг %
<i>Act. rimosus</i>	Окситетрациклин	118	3	125	2,0—4,0
		118	8	125	5,0—6,0
		118	9	125	5,0—6,0
		293	3	125	7,0—9,0
<i>Act. aureofaciens</i>	Хлортетрациклин	16	5	100	3,5—5,5
		536	3	100	3,0—4,0
		536	4	100	3,0—5,0
То же	Тетрациклин	16	1	100	1,0—3,0
		16	2	100	2,0—4,0

Эта концентрация может меняться в зависимости от использованных штаммов, состава ферментационных и посевных сред и от условий ферментации (Прокофьева-Бельговская и Попова, 1959; Орлова и Верховцева, 1959в). Увеличение концентрации неорганического фосфора в среде выше оптимальной влечет за собой ускорение роста потребления углеводов и увеличение фосфора в мицелии, главным образом за счет нуклеиновых

кислот, а также увеличение количества органических кислот в культуральной жидкости (Белюсова и Попова, 1959; Зайцева и Орлова, 1959) (рис. 2, 3).

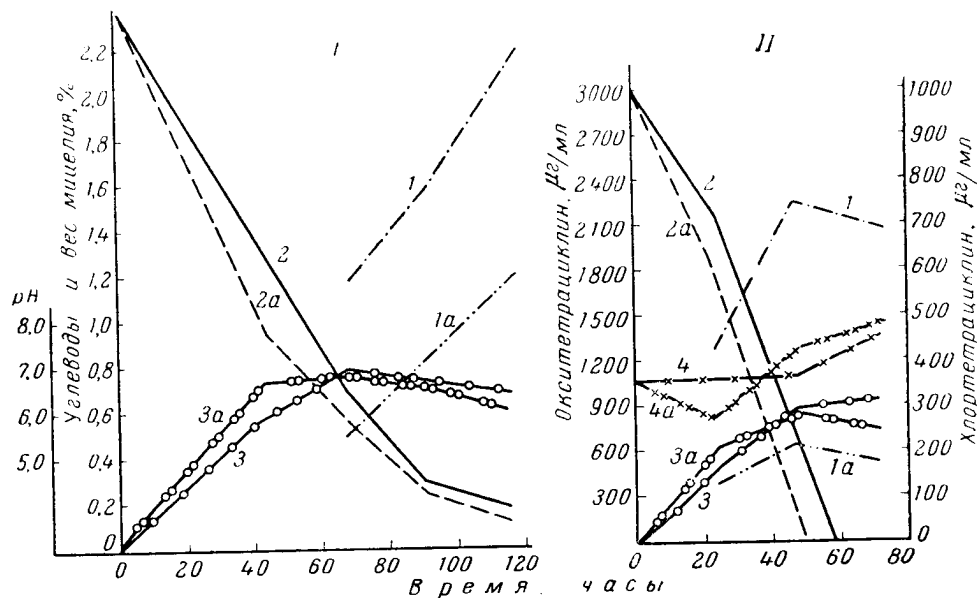


Рис. 2. Влияние неорганического фосфора на рост продуцентов, потребление углеводов, изменение pH и образование окситетрациклина и хлортетрациклина. 1, 1a — тетрациклины; 2, 2a — углеводы; 3, 3a — вес мицелия; 4, 4a — pH; 1—4 — оптимальное содержание неорганического фосфора в среде; 1a—4a — повышенное содержание. I — *Act. rimosus* 118; II — *Act. aureofaciens* 536.

Степень угнетения биосинтеза зависит от избыточных концентраций неорганического фосфора и условий ферментации (рис. 4, табл. 8 и 9).

Таблица 8

Влияние концентрации неорганического фосфора в среде с кукурузным экстрактом на биосинтез тетрациклинов

Продуцент	Антибиотик	Концентрация фосфора, мг%		Угнетение биосинтеза, %
		4,0	6,5	
<i>Act. rimosus</i> 118	Окситетрациклин	2940	1520	48
<i>Act. aureofaciens</i> 16	Хлортетрациклин	1320	872	35
То же	Тетрациклин	1340	820	39

В ряде сред, кроме растворенного минерального фосфора, присутствует также связанный фосфор, главным образом в виде фосфата кальция, образующегося в процессе приготовления и стерилизации среды.

Таблица 9

Влияние неорганического фосфора на биосинтез тетрациклина *Act. aureofaciens* 16 на среде с кукурузным экстрактом (среда № 1) в зависимости от условий аэрации

Объем среды, мл	Растворенный неорганический фосфор, мг%	Количество тетрациклина	
		мг/мл	% от контроля
60	2,0	1100	100
	12,0	466	42
125	2,0	1100	100
	12,0	366	33

В процессе развития актиномицетов уже в первые сутки идет интенсивное потребление растворенного фосфора (табл. 10). Нерастворенный неорганический фосфор используется обоими продуцентами в меньшей степени.

Таблица 10

Динамика потребления неорганического фосфора

Продуцент	№ среды	Содержание неорганического фосфора, мг%					
		среда, содержащая	20 ч.	44 ч.	68 ч.	92 ч.	116 ч.
<i>Act. aureofaciens</i> 16	5	раствор. фосфор 3,35	0,05	0,1	0,3	—	—
		связанн. » 0,72	—	0,21	—	—	—
<i>Act. rimosus</i> 118	3	раствор. » 3,2	0,1	0,1	0,0	0,1	0,1
		связанн. » 3,1	2,54	2,68	—	1,84	2,52

Приведенные материалы дают основание считать, что для биосинтеза антибиотиков основное значение имеет растворенный неорганический фосфор, который быстро мобилизуется продуцентами и определяет скорость роста, использование и направление обмена углеводов, характер развития продуцента (Орлова, Верховцева, 1959б). Обследование разных партий кукурузного экстракта показало, что качество экстракта в значительной степени определяется содержанием в нем неорганического фосфора (Бельговская, Попова и др., 1957; Макаревич и Лазникова, 1959; Орлова и Верховцева, 1959б; Прокофьева-Бельговская и Попова, 1959). Наиболее продуктивными являются экстракты, концентрация минерального фосфора в которых не превышает 0,9—1,5% (табл. 11).

При использовании экстрактов, богатых минеральным фосфором, максимальное образование тетрациклинов может быть обеспечено изменением дозировки экстракта в среде, связыванием избытка неорганического фосфора или выведением его из экстракта (Макаревич и Лазникова, 1959; Орлова и Верховцева, 1959б).

Таблица 11

Влияние кукурузного экстракта на биосинтез тетрациклинов в зависимости от содержания в экстракте неорганического фосфора (среда № 1)

Содержание неорганического фосфора в экстракте, %	2,2	1,6	0,9
Окситетрациклин, мг/мл (шт. 118, среда № 3)	1560	—	3100
Хлортетрациклин, мг/мл (шт. 16, среда № 5);	212	1016	1583
(шт. 536, среда № 3)	60	—	770
Тетрациклин, мг/мл (шт. 16, среда № 4)	500	—	1500

Выше было показано, что стимулирующее действие жиров в значительной степени зависит от условий аэрации (см. табл. 5). В табл. 12 приведены данные, которые отчетливо показывают существенное значение аэрации для биосинтеза тетрациклиновых антибиотиков. Изменение условий аэрации достигалось изменением объема среды в колбах (Орлова и Верховцева, 1957; Попова, Левитов и Степанова, 1954; Бринберг и Гринюк, 1954).

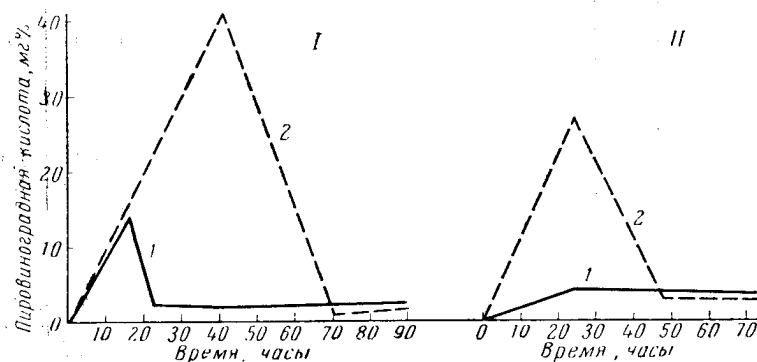


Рис. 3. Влияние неорганического фосфора на накопление пировиноградной кислоты:

1 — пировиноградная кислота при оптимальном содержании неорганического фосфора в среде; 2 — то же при повышенном содержании.

I — *Act. rimosus* 118, II — *Act. aureofaciens* 16.

Как показали опыты, при ухудшении аэрации резко снижается синтез антибиотиков, образуется значительно меньшая масса мицелия.

Наиболее чувствителен к условиям аэрации *Act. aureofaciens*. *Act. rimosus* слабее реагирует на ухудшение аэрации. Разные штаммы продуцента окситетрациклина по-разному относятся к изменениям аэрации.

Таблица 12

Влияние условий аэрации на рост и образование
антибиотиков культурами *Act. rimosus* и *Act. aureofaciens*
на среде с кукурузным экстрактом (среда № 3)

Продуцент	Объем среды, мл	Тетрациклин		Хлортетрациклин		Окситетрациклин		Вес ми- целия, мг%
		мг/мл	% от кон- троля	мг/мл	% от контроля	мг/мл	% от контроля	
<i>Act. aureofaciens</i> 536	60	—	—	1150	100	—	—	960
	125	—	—	910	79	—	—	826
	250	—	—	475	41	—	—	633
То же	60	1100	100	—	—	—	—	—
	125	1100	100	—	—	—	—	—
	200	336	31	—	—	—	—	—
<i>Act. rimosus</i> 8229	60	—	—	—	—	1894	100	923
	125	—	—	—	—	1872	99	922
	250	—	—	—	—	1700	90	909
<i>Act. rimosus</i> 118	60	—	—	—	—	3270	100	746
	125	—	—	—	—	3330	102	739
	250	—	—	—	—	2440	75	667
<i>Act. rimosus</i> 293	60	—	—	—	—	3400	100	834
	125	—	—	—	—	3240	92	781
	250	—	—	—	—	2960	87	787

Структура тетрациклиновых антибиотиков дает основание предпола-
гать, что основное значение для их синтеза имеют продукты углеводного
обмена. Некоторым подтверждением этого предположения являются дан-
ные Гуревича и Лейна о роли шикимовой и хинной кислот в процессе
биосинтеза хлортетрациклина (Gourevitch, Lein, 1955). В связи с этим
следует отметить, что хинная и шикимовая кислоты образуются, по-ви-
димому, из седогептулезы, промежуточного продукта углеводного обме-
на и, в свою очередь, рассматриваются как предшественники ряда цик-
лических соединений. В свете сказанного представляют интерес данные
по влиянию некоторых ароматических веществ на синтез тетрациклинов.

В условиях синтетической среды ароматические соединения (фенил-
уксусная кислота, фенилацетамид, фталат калия, бензальдегид, бензи-
ловый спирт) значительно стимулируют процесс биосинтеза. При фермен-
тации на среде с кукурузным экстрактом стимулирование биосинтеза
менее заметно. Это, по-видимому, связано с наличием в кукурузном
экстракте ряда ароматических веществ (Попова и Белозерова, 1957).

С другой стороны, Вудвордом была высказана гипотеза об образова-
нии сложных циклических соединений, в частности окситетрациклина,
непосредственно из открытых углеродных цепочек путем их конденсации
и образования поликарбонила с последующей его циклизацией (Wood-
ward, 1956).

Данные о стимулирующем действии молочной кислоты на биосинтез
тетрациклинов в какой-то мере могут рассматриваться в плане этой
гипотезы.

Роль минерального фосфора в процессе ферментации тетрациклинов

также может быть понятна с точки зрения влияния его на пути углеводного обмена. Согласно данным ряда авторов, в зависимости от концентрации фосфора, в среде изменяется направление углеводного обмена: при увеличении количества фосфора обмен углеводов идет преимущественно по схеме Эмбдена-Мейергофа, а не путем гексозомонофосфатного цикла (Shen, Soogh. et al., 1956; Di Marco, 1956). Вместе с тем известно, что предшественник циклических соединений седогептулеса образуется при обмене углеводов по пути гексозомонофосфатного цикла.

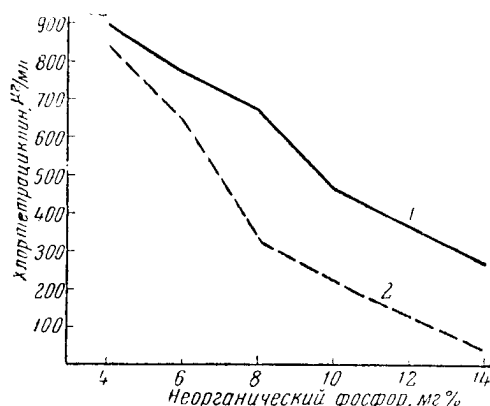


Рис. 4. Образование хлортетрациклина на двух средах в зависимости от содержания в них неорганического фосфора (*Act. aureofaciens* 536)

1 — среда с кукурузным экстрактом № 3; 2 — то же и 0,5% подсолнечного масла.

Приведенные выше исследования касались влияния ряда соединений и условий ферментации на синтез общего для всех тетрациклинов углеродного скелета молекулы. Введением в среду некоторых соединений можно направить биосинтез *Act. aureofaciens* по пути преимущественного образования того или другого тетрациклина. Например, при исключении из среды или замене иона хлора другими галоидами (бромом, йодом, фтором), вместо хлортетрациклина образуется тетрациклин. Поскольку в среде всегда есть следы хлора, преимущественное образование тетрациклина наблю-

дается при включении в среду наряду с галоидами (бромом, фтором, йодом) также некоторых тиосоединений (Белоусова и Попова, 1958). Таким образом, путем изменения условий ферментации, например, изменения состава среды, можно направить процесс не только в сторону увеличения или уменьшения общего количества тетрациклиновых молекул, но и по пути преимущественного образования того или другого тетрациклина.

Следует также отметить, что продуценты тетрациклинов наряду с антибиотиками образуют витамин В₁₂, причем его образование также зависит от условий ферментации. При ферментации на средах с кукурузным экстрактом, благоприятных для синтеза антибиотиков, *Act. rimosus* и *Act. aureofaciens* в присутствии солей кобальта образуют примерно одинаковое количество витамина В₁₂ (Сурикова и Попова, 1957; Макаревич, 1957; Верховцева и Орлова, 1957).

Все изложенное дает основание считать, что актиномицеты, образующие тетрациклины, имеют ряд существенных отличий в характере роста, развития, способности использовать различные источники азота и углерода (углеводы, спирты, жиры), в отношении к условиям аэрации.

Наряду с физиологическими различиями продуценты тетрациклинов обладают рядом сходных черт. Так, изменение соотношений в путях углеводного обмена под влиянием неорганического фосфора приводит к угнетению синтеза антибиотика как у *Act. rimosus*, так и у *Act. aureofaciens*. Ухудшение условий аэрации подавляет биосинтез тетрациклинов у обоих продуцентов, хотя по степени угнетения продуценты различаются.

ВЫВОДЫ

1. Проведено сравнительное изучение ряда физиологических особенностей актиномицетов — продуцентов тетрациклинов. Изучена динамика роста, развития, образования протеолитических ферментов, антибиотиков и витамина В₁₂, использование продуцентами некоторых источников азота и углерода, отношение к неорганическому фосфору и условиям аэрации.

2. Показано, что продуценты тетрациклинов имеют ряд физиологических различий. *Act. rimosus* — продуцент окситетрациклина — характеризуется более медленным и длительным ростом, образует большую массу мицелия и большее количество антибиотика в более поздние сроки. *Act. aureofaciens* растет очень быстро, но рост его рано заканчивается, что сопровождается образованием меньшей биомассы и значительно меньшего количества антибиотического вещества. Характер развития продуцентов тетрациклинов различен.

Act. rimosus отличается от *Act. aureofaciens* по отношению к источникам углерода и азота: продуцент окситетрациклина использует большее число углеводов, спиртов, быстрее потребляет жиры, лучше усваивает нитратный азот, обладает большей протеолитической активностью.

3. Продуценты тетрациклинов наряду с рядом различий обладают сходными физиологическими свойствами.

Act. rimosus и *Act. aureofaciens* образуют максимальное количество антибиотика в строго определенный период ферментации, характеризующийся сходными признаками. В это время среда обеднена углеводами, азотистыми соединениями, неорганическим фосфором. Мицелий продуцентов характеризуется при этом слабо базофильной и дифференцированной протоплазмой, относительно небольшим содержанием РНК.

Для максимального образования тетрациклинов продуценты нуждаются в определенном количестве растворенного неорганического фосфора, зависящем от условий ферментации. Оба продуцента одинаково реагируют на увеличение оптимального количества фосфора в питательной среде резким снижением биосинтеза антибиотика.

Act. aureofaciens и *Act. rimosus* при ухудшении условий аэрации замедляют рост и образуют меньшие количества антибиотиков. Однако по степени угнетения биосинтеза антибиотиков продуценты значительно различаются.

Оба продуцента обладают способностью образовывать наряду с антибиотиками витамин В₁₂.

ЛИТЕРАТУРА

- Белоусова И. И. и Попова Л. А. Образование органических кислот в связи с биосинтезом тетрациклина. Бюлл. ВНИИА, 1959, № 2, стр. 20.
 Белоусова И. И., Попова Л. А. Условия образования тетрациклина путем биосинтеза. Антибиотики, 1958, № 3, стр. 3.
 Бринберг С. Л., Гринюк Т. И. Дыхание культур *Act. aureofaciens* и аэрация при биосинтезе биомассы. Антибиотики, 1954, № 15, стр. 32.
 Верховцева Т. П., Орлова Н. В. Образование витамина В₁₂ продуцентом тетрациклина. Бюллетень ВНИИА, 1957, № 3—4 (31—32), стр. 4—11.
 Зайцева З. М., Орлова Н. В. К вопросу о значении фосфора для образования окситетрациклина. Докл. АН СССР, 1959, т. 124, № 2, стр. 436.
 Кац Л. Н. Зависимость цитологического развития продуцента хлортетрациклина от условий ферментации. Бюллетень ВНИИА, 1958, № 6, стр. 12.
 Лазникова Т. Н., Орлова Н. В. Влияние условий ферментации и некоторых продуктов жизнедеятельности продуцентов на интенсивность вспенивания культуральной жидкости. Бюллетень ВНИИА, 1957, № 6 (34), стр. 20—37.

- Макаревич В. Г. Синтез витамина В₁₂ и биоминина культурой *Act. aureofaciens*. 2-я Всесоюзная конференция по антибиотикам. Тезисы докладов, 1957, стр. 70.
- Бельговская А. А., Попова Л. А., Орлова Н. В. и др. Зависимость антибиотической активности промышленных актиномицетов от особенностей их роста и развития. 2-я Всесоюзная конференция по антибиотикам. Тезисы докладов, 1957, стр. 52.
- Макаревич В. Г., Лазникова Т. П. К вопросу о значении фосфора для биосинтеза ауреоминина. Антибиотики, 1959, т. 4, № 1, стр. 46.
- Орлова Н. В. Значение некоторых органических кислот для биосинтеза тетраамицина. Антибиотики, 1959, № 2, стр. 34.
- Орлова Н. В., Бычкова М. М., Постнова А. Ф. Использование соевой муки в качестве компонента среды для получения тетраамицина. Бюллетень ВНИИА, 1956, № 4, стр. 14—31.
- Орлова Н. В., Верховцева Т. П. Сравнительное исследование физиологических особенностей продуцентов тетраамицина и биоминина. Микробиология, 1957, т. 26, вып. 5, стр. 565—572.
- Орлова Н. В., Верховцева Т. П. Образование тетраамицина на средах с различными источниками азота. Бюлл. ВНИИА, 1959а, № 2.
- Орлова Н. В., Верховцева Т. П. Значение фосфора, азота и молочной кислоты кукурузного экстракта для биосинтеза окситетрациклина. Микробиология, 1959б, т. 28.
- Орлова Н. В., Верховцева Т. П. Сравнительная физиологическая характеристика двух штаммов, продуцентов окситетрациклина ЛС-Т-118 и 293. Антибиотики, 1959в, т. 4.
- Орлова Н. В., Кочетова А. А. Образование биоминина на комплексной среде в условиях нейтрального pH. Бюллетень ВНИИА, 1954, № 5, стр. 29—37.
- Орлова Н. В., Чумак М. Д., Верховцева Т. П. Условия образования тетраамицина и некоторые физиологические особенности *Act. rimosus*. Бюллетень ВНИИА, 1955, № 5, стр. 4—19.
- Попова Л. А., Белозерова О. П. Влияние некоторых ароматических кислот на биосинтез хлортетрациклина. Бюллетень ВНИИА, 1957, № 3—4 (31—32), стр. 12.
- Попова Л. А., Белозерова О. П., Левитов М. М. Влияние жиров на биосинтез хлортетрациклина. Бюллетень ВНИИА, 1955, № 3—4 (20—21), стр. 128.
- Попова Л. А., Левитов М. М., Степанова Н. Е. К вопросу о кислородном обмене *Act. aureofaciens* № 99 и влиянии условной аэрации на биосинтез биоминина. Антибиотики, Изд-во АН СССР, 1954, № 15, стр. 53.
- Прокофьева-Бельговская А. А., Орлова Н. В. Особенности роста и развития актиномицетов продуцентов стрептомицина, биоминина и тетраамицина в условиях глубинного биосинтеза антибиотиков. Изв. АН СССР, серия биол., 1956, № 5, стр. 59.
- Прокофьева-Бельговская А. А., Орлова Н. В. Зависимость строения и развития *Act. rimosus* и его способности к биосинтезу окситетрациклина от состава среды. Антибиотики, 1958, т. 3, № 2, стр. 8—13.
- Прокофьева-Бельговская А. А., Пестерова Г. Д., Рудая С. М. Цитология актиномицетов. I. Особенности роста и развития *Act. rimosus* в условиях глубинного образования антибиотика. Микробиология, 1956, т. 25, вып. 6, стр. 666—674.
- Прокофьева-Бельговская А. А., Орлова Н. В. Зависимость строения и развития *Act. aureofaciens* и его способность к биосинтезу хлортетрациклина. Микробиология, 1959, т. 28, № 1.
- Сурикова Е. И., Попова Л. А. Образование витамина В₁₂ культурами актиномицетов, продуцентов антибиотиков. Микробиология, 1957, т. 26, № 4, стр. 432.
- Шапошников В. Н., Зайцева З. М., Орлова Н. В. Синтетическая среда для биосинтеза окситетрациклина (тетраамицина) *Act. rimosus* ЛС—Т—118. Докл. АН СССР, 1958, т. 121, № 2, стр. 179—181.
- Gourevitch A., Lein J. Tetracycline and substituted tetracyclines. C. A. 1955, v. 49, N 20, 14278.
- Di Marco A. Metabolism of *Str. aureofaciens* and Biosynthesis of Chlortetracycline. Giornale di Microbiologia, 1956, v. 2, N 1—2, p. 285.
- S. Shen, Soogh H. et al. III. The effect of Phosphate on the Utilisation of Carbohydrates by *Str. aureofaciens* and Production of Aureomycin. Act. Exp. Biol. Sinica, 1956, N 5, p. 2.
- Woodward R. Neuere Entwicklungen in der Chemie der Naturstoffe. Angewandte Chemie, 1956, v. 68, N 1, p. 13.

Н. М. Неронова

**ВЛИЯНИЕ ПЕРЕМЕШИВАНИЯ
НА РАЗВИТИЕ *PENICILLIUM CHRYSOGENUM* ИНМИ-243
И ОБРАЗОВАНИЕ ИМ ПЕНИЦИЛЛИНА**

(Институт микробиологии Академии наук СССР)

Одним из главных факторов, определяющих рост и развитие пенициллина, является аэрация. Однако аэрацию нельзя рассматривать отдельно от перемешивания, так как последнее способствует распределению воздуха в среде и поступлению его к поверхности клеток.

Многочисленные литературные данные показывают, что рост и жизнедеятельность гриба могут в значительной степени изменяться в зависимости от условий аэрации и перемешивания. В частности, выход пенициллина понижается как при недостаточном, так и при слишком сильном перемешивании (Chain, Dion, Sermonti a. Carilli, 1953).

Представляло интерес выяснить, какое влияние оказывают условия перемешивания на рост *P. chrysogenum* ИНМИ-243 и образование им антибиотика. Указанная культура была в свое время получена Имшенецким и Солнцевой (Имшенецкий, 1951). Были использованы два метода перемешивания:

1) перемешивание при разной скорости вращения качалки; 2) добавление в колбы на качалке стеклянных бус различной формы.

Ферментационная среда имела состав (в %): глюкозы — 0,5; лактозы — 3; NaNO_3 — 0,3, KH_2PO_4 — 0,1, кукурузного экстракта — 2% по сухому весу.

Фенилуксусная кислота прибавлялась, начиная с 15—17 час. от начала ферментации, а затем периодически — через каждые 24 часа. Особое внимание было обращено на сравнительное исследование глубинных колоний гриба, вырастающих при различной скорости качания. Измерялся их диаметр, изучались структура и плотность колонии, а также ширина и длина гиф мицелия, его фазовое состояние. Нейтральная красная и другие основные краски окрашивают мицелий различного возраста неодинаково. Мицелий в молодом возрасте окрашивается слабее, чем в более старом. Таким образом, можно оценивать его возрастное состояние. Методика определения фазового состояния мицелия приведена в ранее опубликованной работе (Неронова, 1958). Типичные результаты одного из опытов приведены в табл. 1 и 2 и на рис. 1—3.

Из опытных данных следует, что различие в степени аэрации в начале ферментации (48 час.) сказалось как на морфологии гриба, так и на его пенициллиновой активности. При медленном вращении качалки (60—80 об/мин), глубинные колонии гриба отличались большими размерами (табл. 2). Край глубинной колонии при окраске нейтральной

Таблица 1

Образование пенициллина *P. chrysogenum* ИНМИ-243
при различном перемешивании

Условия перемешивания колб на качалке	Часы от начала ферментации													
	24	72				96		120		144		168		192
	Сухой вес мицелля, г	Сухой вес мицелля, г	Актив-ность, м. е.	Активность на сухой вес мицелля, м. е.	pH	Активность, м. е.	pH	Активность, м. е.	pH	Активность, м. е.	pH	Активность, м. е.	pH	Активность, м. е.
Медленное перемешивание (60—80 об/мин) в первые 48 час. и быстрое перемешивание (180—200 об/мин) в последующие часы ферментации . . .	0,74	0,80	200	250	7,4	320	7,5	425	76	490	7,6	650	7,6	600
Быстрое перемешивание в течение всей ферментации (180—200 об/мин)	0,84	1,50	420	400	7,5	600	7,6	800	7,6	1010	7,6	900	7,6	—

краской обнаруживал различно окрашенные слои (рис. 4). При быстром вращении качалки колонии были более однородными (рис. 5), а диаметр их был значительно меньше (табл. 2). Различная скорость вращения качалки отражалась не только на форме колоний, но и на длине и ширине гиф мицелия. При более сильном размешивании клетки были шире (5,04 μ) и короче (28,8 μ), чем при более слабом размешивании, где ширина клеток составляла 3,96, а длина — 37,8 μ (табл. 2). Быстрое вращение способствовало образованию более зрелого мицелия, что видно по

Таблица 2

Влияние перемешивания на величину глубинных колоний
и на размеры клеток мицелия

Условия опыта	Средние размеры глубинных колоний, мм	Средняя		Преобладающая фаза
		длина клеток мицелия, μ	ширина клеток мицелия, μ	
Медленное перемешивание (60—80 об/мин) . .	120	37,8	3,96	II
Быстрое перемешивание (180—200 об/мин) . . .	80	28,8	5,04	III

соотношению различных морфологических фаз на 72 часу ферментации (рис. 1, 2). При этом преобладала третья возрастная фаза, тогда как при медленном размешивании наблюдалось присутствие всех фаз.

Различия скорости перемешивания культуры в первые часы ферментации сказывались не только на характере глубинных колоний. Кривая образования пенициллина при крупных глубинных колониях гриба имела более растянутый характер, и максимум накопления антибиотика наступал на сутки позднее (рис. 3).

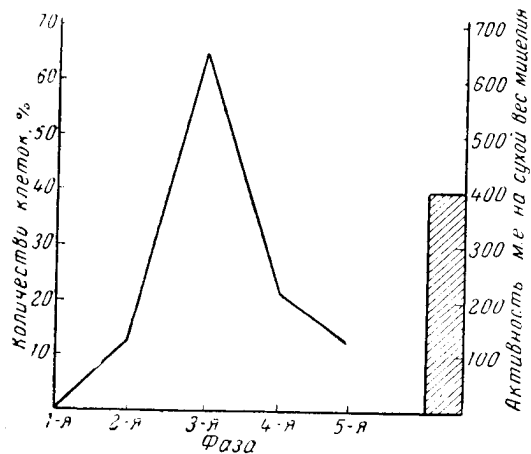


Рис. 1. Быстрое перемешивание (скорость качания 80—200 об/мин)

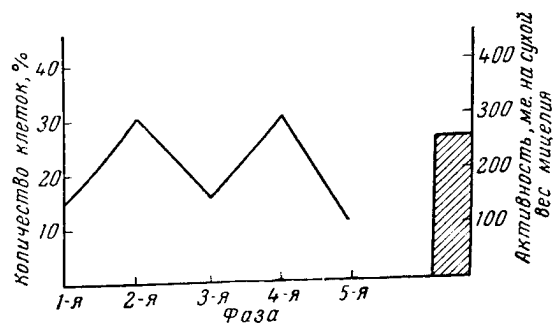


Рис. 2. Медленное перемешивание (скорость качания 60—80 об/мин)

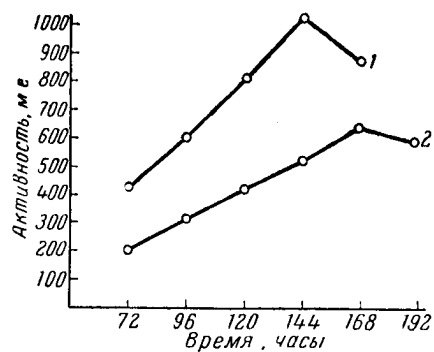


Рис. 3. Образование пенициллина *P. chrysogenum* ИНМИ-243 при различной скорости перемешивания:

1 — быстрое перемешивание в процессе всей ферментации;
2 — медленное перемешивание в первые 48 час. ферментации.



Рис. 4. Край глубинной колонии, выращенной при медленном перемешивании (прижизненная окраска нейтральной красной).



Рис. 5. Край глубинной колонии, выращенной при быстром перемешивании (прижизненная окраска нейтральной красной).

В следующих опытах мы стремились создать такие условия, которые бы не давали возможности формироваться мицелиальным шарикам (глубинным колониям), т. е. получить мицелий в виде отдельных гиф, взвешенных в питательной среде.

Для этого мы пользовались кусочками стекла различной формы (шариками или палочками различного веса), которые помещались в опытные колбы на 250 см³. Благодаря круговому движению жидкости в колбах на качалке, стекло перемешалось по дну и разбивало мицелиальную массу, не давая образовываться шарикам. Предварительные исследования показали, что вес и форма стекла, применяемого для перемешивания мицелиальной массы, оказывают большое влияние на ход ферментации. Так, стекло в форме шарика весом в 1,5 г вызывало быстрый автолиз мицелия. Более мелкое стекло той же формы не давало заметного эффекта. Желаемый тип роста мицелия мы получили при перемешивании одной стеклянной палочкой весом 1,2 г и длиной 1,5 см с поперечным сечением 0,5 см.

Из литературных данных (Rolinson, 1952) известно, что у погруженной культуры *P. chrysogenum* потребность в кислороде изменяется в зависимости от возраста мицелия. Потребление кислорода, очень интенсивное в течение первых 48 час. роста культуры, к 72 час., когда нарастание массы мицелия прекращается, резко падает и далее держится почти на одном уровне, несколько снижаясь к концу ферментации.

Учитывая изменение потребностей гриба в кислороде, мы удаляли из опытных колб стеклянную палочку через 48 час. от начала ферментации. При таком способе размешивания не наблюдалось раннего автолиза мицелия. Из данных, приведенных в табл. 3, видно, что в опытных колбах, где перемешивание гриба осуществлялось при участии стеклянной палочки, через 24 часа от начала ферментации наблюдался нитчатый тип роста мицелия (рис. 6), в то время как в контроле к этому времени уже образовались мицелиальные шарики (рис. 7). Как уже было сказано, через 48 час. от начала ферментации стеклянная палочка удалялась из колбы, и с этого момента условия в контроле и опыте становились одинаковыми. Однако различные условия культивирования гриба в начале ферментации сказались на всем дальнейшем ее ходе.

Таблица 3

Влияние характера перемешивания на форму глубинных колоний, длину и ширину клеток мицелия

Условия перемешивания на качалке (180 – 200 об/мин)	Характер роста глубинных колоний					Размеры и фазовое состояние клеток через 72 часа		
	Часы от начала ферментации					средняя		Преобладающая фаза
	24	48	72	96	120	ширина клеток, м	длина клеток, м	
В течение первых 48 час. в колбе находилась стеклянная палочка	Нитчатый тип		Уплотнение гиф в рыхлые образования типа шариков			6,6	12,78	IV
Контроль (без стеклянной палочки)	Мицелиальные палочки		Начало автолиза в центре шариков	Автолиз в центре шариков		4,96	28,5	III

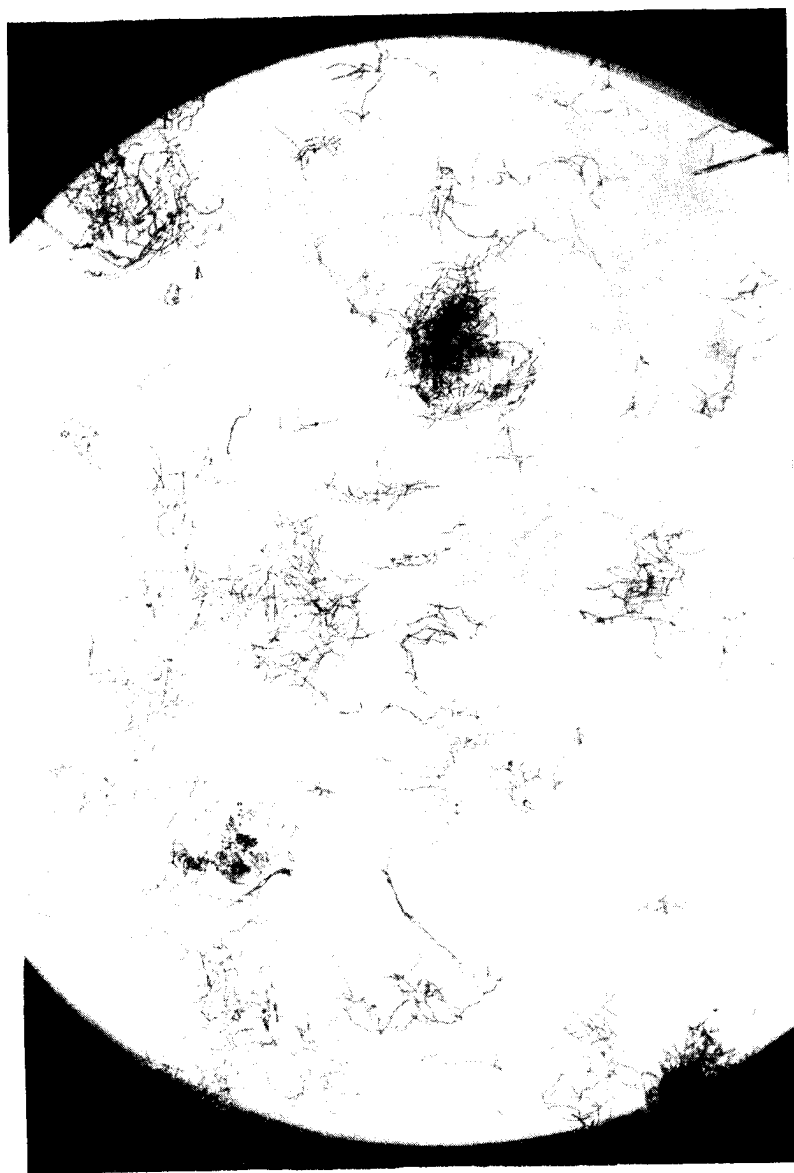


Рис. 6. Нитечатый тип роста гриба через 24 часа от начала ферментации

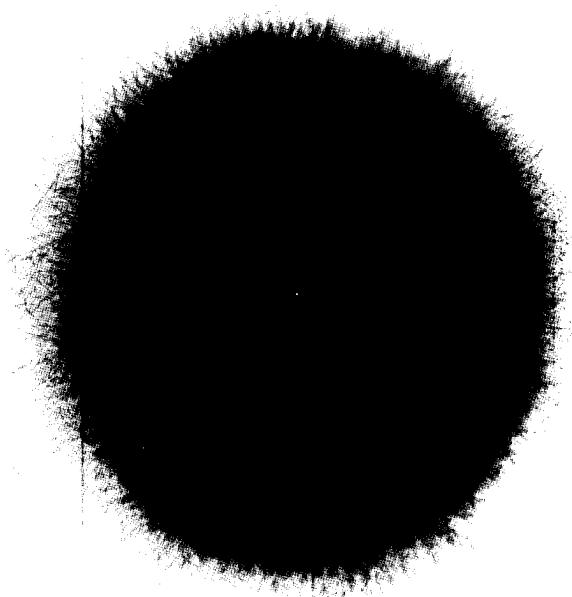


Рис. 7. Плотный шарик из мицелия через 72 часа от начала ферментации при быстром вращении качалки

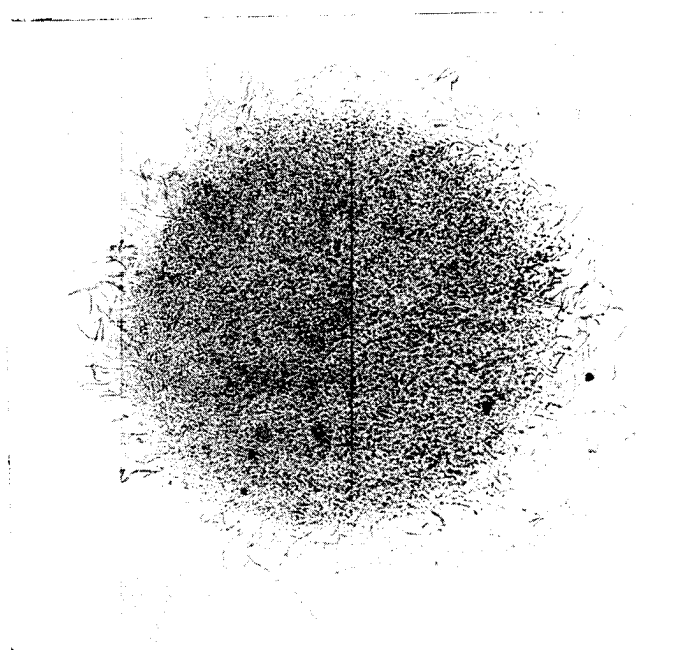


Рис. 8. Рыхлые мицелиальные образования тела шариков через 72 часа от начала ферментации при перемешивании гриба стеклянной палочкой

Мицелий 72-часового возраста в опытных колбах имел вид рыхлых мицелиальных образований типа шариков, легко распадающихся на отдельные гифы (рис. 8). В дальнейшем такой тип роста мицелия будет называться «нитчатым». В контрольных колбах в это время имелись плотные шарики, в центре которых наблюдалось начало автолиза (рис. 9—11).

При измерении длины и ширины клеток мицелия оказалось, что при нитчатом типе роста мицелий был значительно толще ($6,6 \mu$), а клетки его короче ($12,78 \mu$), чем при обычном росте мицелия в виде шариков, где ширина гиф была равна $4,86$, а длина клеток — $28,5 \mu$ (табл. 3). Эти различия можно объяснить тем, что при нитчатом типе роста улучшается обмен веществ гриба с окружающей средой.

При нитчатом росте мицелия биомасса оставалась почти такой же (табл. 4), однако пенициллинообразование протекало с большей интенсивностью, и сроки ферментации сокращались до четырех дней, вместо пяти-шести (рис. 12).

Таблица 4

Накопление пенициллина в среде в зависимости от характера перемешивания

Условия перемешивания на качалке (180—200 об/мин)	Часы от начала ферментации						
	48	72	96			120	144
	Вес мицелия, г	Активность, м. е.	Вес мицелия, г	Активность, м. е.	Активность на сухой вес, м. е.	Активность, м. е.	Вес мицелия, г
В течение первых 48 час. в колбе находилась стеклянная палочка	0,7520	650	0,9685	925	955	850	1,185
Контроль (без стеклянной палочки)	0,9184	400	0,9402	580	616	790	0,9620

Следовательно, на единицу сухого веса короткий и широкий мицелий «нитчатого типа» был активнее в смысле образования пенициллина, чем более длинный и узкий.

Таким образом, рыхлый шарик, состоящий из коротких гиф, более или менее однородных по их физиологическому возрасту, имел явные преимущества перед плотным шариком. Эти преимущества связаны с более равномерным поступлением питательных веществ к клеткам, с большим соприкосновением клеток с кислородом и с более равномерным созреванием всей массы клеток мицелия, составляющих рыхлый шарик.

Подводя итоги полученным данным, необходимо отметить, что путем изменения способа перемешивания гриба в начале его развития можно получить различный по морфологии тип роста гриба — крупные или мелкие глубинные колонии, нитчатый характер роста.

Условия питания и снабжения кислородом клеток мицелия, составляющих глубинную колонию, неравноценны внутри колонии и снаружи ее. Поэтому внутри глубинной колонии клетки мицелия достигают более

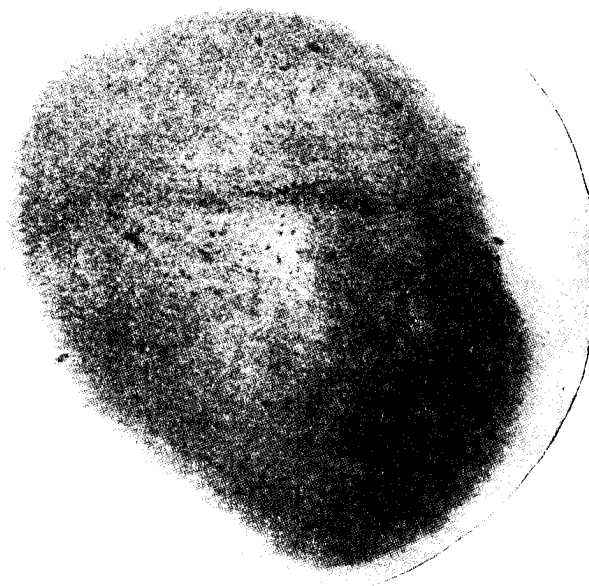


Рис. 9. Начало автолиза в центре плотных шариков (через 72 часа от начала ферментации).

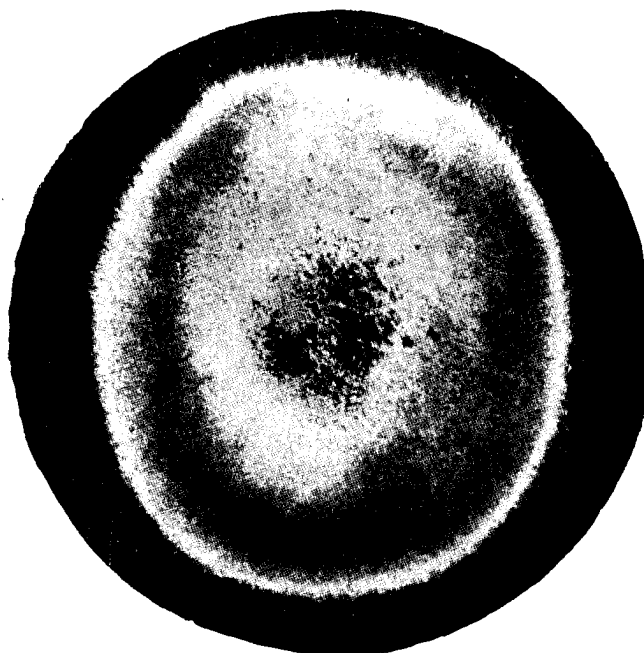


Рис. 10. То же, что на рис. 9 (через 96 час. от начала ферментации).

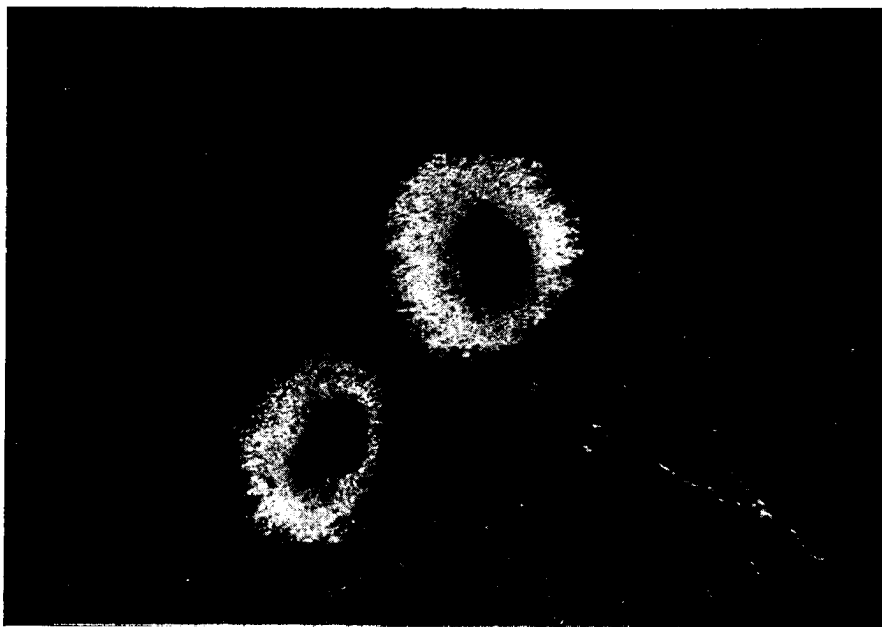
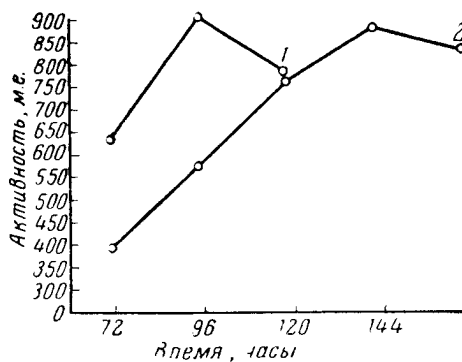


Рис. 11. То же, что на рис. 9 (через 144 часа от начала ферментации).

зрелого физиологического возрастного состояния. Глубинная колония дифференцирована на клетки различного физиологически возрастного состояния. Такая дифференциация мицелия зависит от величины глубинной колонии. При нитчатом типе роста происходит более равномерное созревание мицелия, и клетки находятся в однородном возрастном состоянии.

Рис. 12. Интенсивность образования пенициллина мицелием гриба *P. chrysogenum* в зависимости от характера перемешивания:

1 — дополнительное перемешивание мицелия стеклянной палочкой; 2 — обычное перемешивание.

Для получения быстрого выхода пенициллина большое значение имеет физиологически однородное состояние мицелия в определенные фазы его развития.

В условиях медленного вращения качалки гриб *P. chrysogenum* ИНМИ-243 образует крупные глубинные колонии, имеющие неравноценное физиологически возрастное состояние мицелия.

В этом случае в образовании пенициллина участвуют не все клетки мицелия, а только та часть из них, которая по своему физиологическому состоянию способна синтезировать пенициллин. При этом происходит более медленное образование пенициллина. Наоборот, в условиях быстрого вращения качалки или при перемешивании при помощи стеклянных бус идет формирование более однородного мицелия, который дает ранний и более высокий максимум накопления пенициллина. Таким образом, изменение условий аэрации и перемешивания отражается на характере роста гриба, что, в свою очередь, определяет способность гриба *P. chrysogenum* ИНМИ-243 синтезировать пенициллин. Очевидно, высокий выход пенициллина в процессе ферментации можно получить только при наличии стадийно-однородной массы мицелия.

ВЫВОДЫ

1. Установлена корреляция между величиной и формой глубинных колоний *P. chrysogenum* ИНМИ-243 и способностью гриба к образованию пенициллина.
2. Форма и величина колонии зависит от способа перемешивания мицелия в культуральной жидкости.
3. Найден оптимальный способ перемешивания гриба (применение стеклянных бус), при котором достигается нитчатый тип роста мицелия. После удаления стеклянных бус мицелий образует рыхлые шарики.
4. В морфологическом отношении мицелий, выращенный указанным способом, более однороден и быстрее образует пенициллин, чем при других способах культивирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Имшенецкий А. А. Отбор активных рас *Penicillium*. Изд-во АН СССР, 1951.
- Неронова М. Н. Влияние химической структуры углеводов на развитие и рост мицелия *Penicillium chrysogenum* ИНМИ-243. Микробиология, 1958 г., т. 27, вып. 6.
- Chain E., Dion W., Sermoniti G., Carilli A. Effect of mechanical agitation on morphology of *Penicillium chrysogenum* in stirred fermenter. VI. congresso internazionale di microbiologia. Roma 6—12, 1953, p. 165.
- Robinson G. Respiration of *Penicillium chrysogenum* in penicillin fermentations j. gen. Microbiol., 1952, 6, 3—4, p. 336.

О. П. Низковская, Н. М. Милова, А. Н. Шиврина,
Е. В. Ловягина и Е. Г. Платонова

К ВОПРОСУ БИОЛОГИИ И БИОХИМИИ КУЛЬТУРЫ ЧАГИ

(Лаборатория новых антибиотиков Ботанического института АН СССР)

Среди трутовых грибов, паразитирующих на березе и некоторых других лиственных породах, встречаются характерные наросты, не похожие на обычные плодовые тела трутовых грибов. Это так называемая чага — бесплодная форма трутового гриба *Poria obliqua* Quel. = *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil'at (рис. 1).

Наросты чаги издавна использовались в народной медицине для лечения кишечно-желудочных заболеваний и рака. О лечении чагой встречаются указания в лечебных справочниках XIX в., однако в медицинской литературе того времени известно лишь несколько сообщений клиницистов о применении ими березового гриба для лечения больных раком (Froben, 1858; Лапин, 1899).

С 1951 г. всесторонним изучением чаги и ее свойств занимаются в Лаборатории новых антибиотиков Ботанического института им. В. Л. Комарова под руководством проф. П. А. Якимова и в терапевтической клинике 1-го Ленинградского медицинского института им. акад. И. П. Павлова под руководством проф. П. К. Булатова.

Работы по изучению лечебных свойств чаги ведутся также и в Польше (Małonowicz и др., 1955).

Препараты из чаги, вырабатываемые с 1957 г. по методу Лаборатории новых антибиотиков на 1-м Ленинградском химико-фармацевтическом заводе, допущены Фармакологическим комитетом Ученого совета Министерства здравоохранения СССР к широкому применению при лечении больных раком четвертой стадии, не подлежащих оперированию, а также для лечения больных язвенной болезнью и гастритами.

В настоящей статье приводятся сведения общего характера по биологии и биохимии культуры чаги.

БИОЛОГИЯ КУЛЬТУРЫ ЧАГИ

Как уже было сказано выше, чага ничем не напоминает плодовые тела трутовых грибов, так как в наростах ее нельзя обнаружить какой-либо дифференциации на ткани; они являются беспорядочным сплетением однородных грибных нитей, результатом развития вегетативного мицелия.

До недавнего времени связь бесплодных наростов чаги с плодовыми формами трутовых грибов толковалась ошибочно. Как русские (Катаевская, 1928; Ванин, 1938), так и зарубежные авторы (Verrall, 1937) счита-

ли чагу стерильной формой ложного трутовика — *Fomes igniarius* (L.) Quel. = *Phellinus igniarius* (L.) Quel. Однако в настоящее время работами Кемпбелла и Девидсона (Campbell a. Davidson, 1938), а также Николаевой (1955) установлена связь чаги с плодоносящей формой другого трутового гриба, а именно, с *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil.



Рис. 1. Чага — бесплодная форма *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil.

Споры этого гриба проникают через различные повреждения в древесину дерева и быстро прорастают (Бондарцев, 1953). Гриб вызывает хорошо выраженную сердцевинную гниль, относящуюся к типу коррозионной или так называемой белой гнили. Наросты чаги появляются на том месте, где первоначально произошло заражение дерева. Образование наростов протекает медленно, и отмирание дерева наступает лишь через много лет. При этом наросты разрушаются, а под корой дерева образуется плоское, распростертое вдоль ствола плодовое тело гриба. При созревании плодовое тело расщепляет кору и начинает спороносить. В результате поедания личинками насекомых оно быстро разрушается. Кратковременным существованием плодового тела чаги объясняется отчасти то, что связь двух форм — бесплодной и плодоносящей — долгое время оставалась невыясненной.

Чистую культуру гриба легко изолировать из наростов чаги, а также из пораженной древесины. В культуре гриб нередко образует небольшие

(1—2×1 см) плодовые тела, отделяющие базидиоспоры. Культуры чаги, полученные из базидиоспор, не отличаются морфологически и физиологически от культур, изолированных из наростов чаги.

Рост и развитие чаги в искусственных условиях зависит от ряда внешних факторов, а также от физиологических особенностей штаммов чаги. Мы располагали четырьмя штаммами чаги — мельниковской, собранной в Ленинградской области в районе пос. Мельниково с бородавчатой березы (*Betula verrucosa* Ehrh.); плосколистной из Хабаровского края с плосколистной березы (*B. platyphylla* Sukacz.); желтой из При-

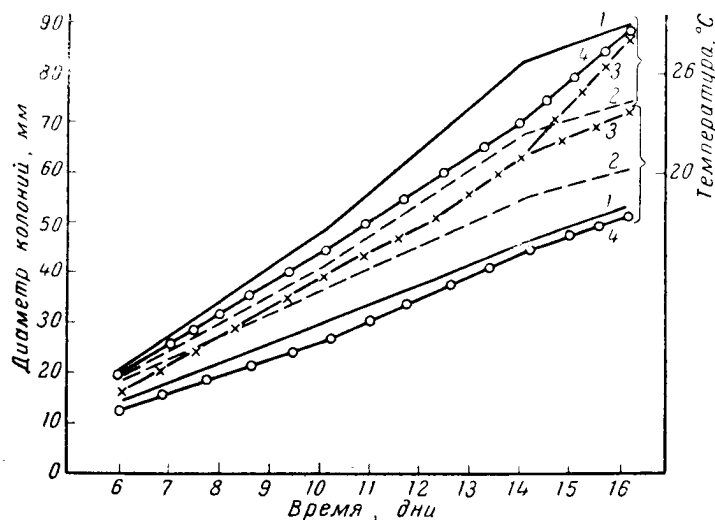


Рис. 2. Степень роста культур чаги при 20 и 26°

чага: 1 — мельниковская, 2 — желтая; 3 — плосколистная; 4 — ольховая.

морского края с желтой березы (*B. costata* Traut.)¹ и ольховой из Ленинградской области с ольхи (*Alnus glutinosa* Gaertn.).

Все штаммы чаги относятся к виду *Inonotus obliquus*.

Выше приводится несколько графических изображений скорости роста штаммов чаги в зависимости от температуры (рис. 2).

Штаммы чаги из одного географического района (Ленинградская обл.), хотя и с разных пород деревьев (березы и ольхи), обладают одинаковой скоростью роста, в то время как штаммы чаги с берез из разных географических районов (Ленинградская обл., северный и южный р-ны Дальнего Востока) отличаются по скорости роста.

Наибольшей скоростью роста при 20° обладает плосколистная чага.

Температура 26—28° является оптимальной для роста культур чаги (рис. 2). При более низких температурах происходит задержка роста, особенно заметная у мельниковской и ольховой чаги.

При исходном pH среды ниже 4 чага в культуре не росла. Наиболее благоприятным исходным pH было его значение в пределах 5—5,5.

Дневной рассеянный свет, перемежающийся с темнотой, до известной степени тормозит рост культур (рис. 3). Мицелий на свету редкий, прижатый, характеризующийся чередованием зон более густого и более

¹ Образцы чаги с Дальнего Востока получены нами от сотрудников Дальневосточного института лесного хозяйства в Хабаровске Л. А. Встовского и В. З. Захаровой, за что мы, пользуясь случаем, выражаем им благодарность.

редкого роста. Образование плодовых тел на свету происходило на два-три дня раньше, чем в темноте.

Концентрация питательной среды в значительной степени определяет характер роста и развития культуры чаги. Используя различные разведения сусла для роста чаги, приходилось наблюдать более раннее появ-

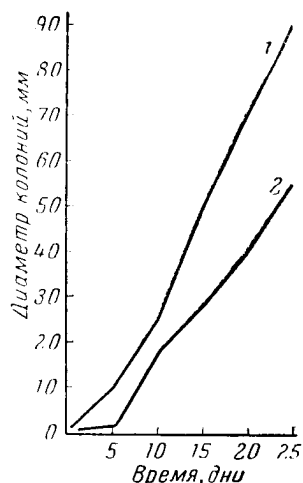


Рис. 3. Рост культуры мельниковской чаги в темноте и на свету при 20°:
1 -- в темноте; 2 — на свету.

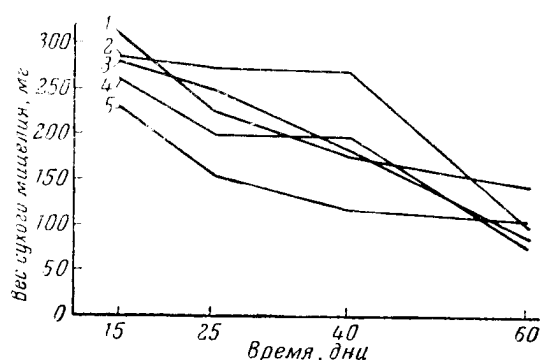


Рис. 4. Образование сухой массы мицелия на средах с различными углеводами:
1 -- мальтоза; 2 — глюкоза; 3 — сорбит; 4 — арабиноза; 5 — сахароза.

ление плодовых тел на более разведенном сусле (табл. 1). Только для ольховой чаги максимальное разведение питательных веществ, при котором возможно образование плодовых тел, составляло 1 : 3, а не 1 : 5, как для берзовой чаги.

Таблица 1

Влияние концентрации питательной среды на образование плодовых тел культурами чаги

День роста	Разведение сусла					
	1 : 2		1 : 3		1 : 5	
	чага		чага		чага	
	берзовая	ольховая	берзовая	ольховая	берзовая	ольховая
26-й	—	—	—	—	+	—
30-й	—	—	+	+	+	—
38-й	+	+	+	+	+	—
80-й	+	+	+	+	+	—

Знак минус — отсутствие плодовых тел; плюс — плодовые тела.

Источники углеродного питания, представленные в наших опытах моносахарами (пентозы — ксилоза и арабиноза; гексозы — галактоза и глюкоза), шестиатомными спиртами (маннит, сорбит, дульцит) и дисахарами (сахароза, мальтоза), полностью усваивались культурой чаги и способствовали хорошему ее росту, за исключением сахарозы, как это видно на рис. 4.

Наибольшую биомассу на среде с испытанными концентрациями глюкозы образуют плосколистная и желтая чаги; мельниковская чага на среде с 3% глюкозы образует столько же мицелия, сколько другие штаммы на среде с 2% глюкозы (рис. 5).

Источники азотистого питания усваиваются культурой чаги в весьма различной степени. Как видно на рис. 6, хороший рост происходил только на среде с органическим источником азота.

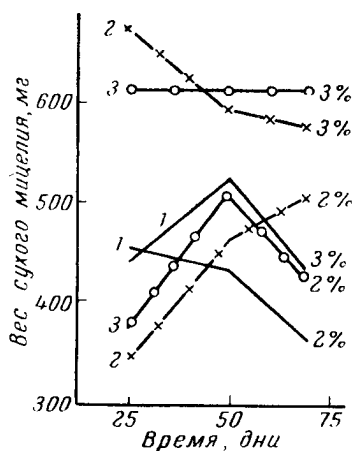


Рис. 5. Образование сухой массы мицелия культурами чаги на среде с 2 и 3% глюкозы, чага:

1 — мельниковская; 2 — плосколистная; 3 — желтая.

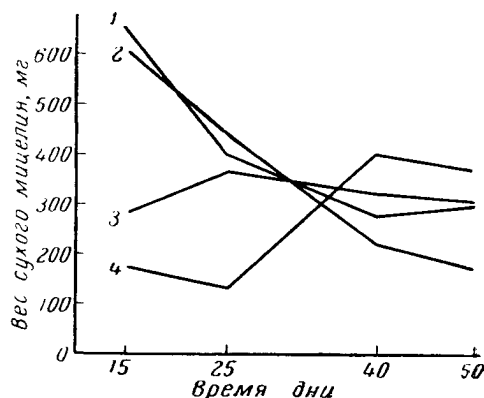


Рис. 6. Образование сухой массы мицелия на средах с различными источниками азота:

1 — пептон; 2 — аспарагин; 3 — $(\text{NH}_4)_2 \text{HPO}_4$; 4 — KNO_3 .

Разрушение клетчатки культурой чаги наблюдалось при выращивании мельниковской чаги на бумажных фильтрах, смоченных раствором неорганических солей (KH_2PO_4 — 0,5%, NH_4NO_3 — 0,5%). Степень разрушения клетчатки измерялась по потере веса сухих фильтров. К концу опыта (через шесть месяцев) фильтры оказались сильно изъеденными (рис. 7). Во многих случаях появились плодовые тела. Потеря в весе фильтров составляла 20% (табл. 2). Редуцирующие сахара обнаружены не были.

Таблица 2

Разрушение клетчатки культурой чаги (в г)

Вес фильтров		Потеря в весе, %
первоначальный	через 6 мес.	
2,54	2,13	16,1
2,96	2,49	16,8
2,58	2,20	14,8
3,05	2,19	28,2
3,16	1,98	24,2
Среднее: 2,85	2,19	20,2

Если березовая древесина в среднем разрушается культурами чаги на 25%, то ольховая древесина, как это видно из табл. 4, подвергается более сильному разрушению.

Таблица 3

Разрушение березовой древесины культурами чаги (в г)
(Среднее из двух опытов) (в г)

Культура чаги	Вес блоков		Потеря в весе сухих блоков, %
	первоначальный	через 11 мес.	
Мельниковская	2,44	1,83	25,0
Плосколистная	2,05	1,47	28,3
Желтая	2,15	1,72	20,0
Ольховая	2,63	1,97	25,1

Таблица 4

Разрушение ольховой древесины культурами чаги (в г)
(среднее из двух опытов)

Чага	Вес блоков		Потеря в весе сухих блоков, %
	первоначальный	через 11 мес.	
Мельниковская	2,16	1,43	33,8
Ольховая	2,26	1,56	32,1

БИОХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КУЛЬТУРЫ ЧАГИ

Химический состав наростов чаги был исследован способом последовательных экстракций (Иванов, 1935) по схеме: эфир-ацетон-спирт-вода — 2%-ная соляная кислота — серная кислота. Оказалось, что наросты чаги содержат большое количество водорастворимых соединений (до 40% к сухому весу гриба) и золы (до 15%) (табл. 5).

В составе водных вытяжек до 60% сухого веса составляет аморфный темно-окрашенный комплекс, способный выпадать в осадок при измене-

Таблица 5

Химический состав наростов чаги (в % к сухому весу гриба)

Чага	Зола	Азот	Эфир- и спир- тораст- воримые соеди- ния	Водорастворимые соединения				Геми- целлю- лозы	Клет- чатка	Лигни- новый оста- ток
				сумма	в том числе					
					поли- саха- риды	щаве- левая кисло- та	осаж- даемый комп- лекс			
Мельниковская	15,0	0,45	4,5	36,0	4,8	1,3	20,0	12,6	2,8	25,8
Ольховая	8,5	0,9	1,5	46,3	10,2	0,8	30,0	8,8	5,0	26,0
Плосколистная	10,7	0,58	4,5	32,0	5,1	1,21	20,0	12,8	2,0	28,0
Желтая	11,1	0,52	5,6	26,4	—	1,4	16,0	—	—	—

нии значения рН до 2,5—3,0. Этот осаждаемый пигментный комплекс обладает сильным физиологическим действием и, по-видимому, обуславливает терапевтическое действие препаратов из чаги (Якимов, Булатов и Березина, 1957). По своему составу осаждаемый пигментный комплекс чаги относится к высокомолекулярным соединениям ароматической природы, а по своим свойствам занимает промежуточное положение между лигнином и гуминовыми кислотами, отличаясь от обоих большей подвижностью и растворимостью в воде.

Применив метод гидролиза соляной кислотой под повышенным давлением с последующим изучением продуктов гидролиза при помощи бумажной хроматографии и хроматографии на колонках (Ловягина, Шиврина, Платонова, 1958), нам удалось установить, что соотношение ароматических кислот в осаждаемом комплексе очень постоянно и почти одинаково у всех штаммов чаги (табл. 6). Это обстоятельство очень важно для характеристики природы комплекса; оно послужило своего рода эталоном при определении качественного состава продуктов биосинтеза, образуемых чагой в условиях искусственной культуры.

Таблица 6

Состав эфирорастворимых продуктов гидролиза разных штаммов чаги (в % к сухому весу эфирных фракций)

Чага	Ароматические кислоты			
	„оранжевые“ *	сиреневая	ванилиновая	параоксiben- зойная
Мельниковская	27,2	17,7	7,2	2,0
Ольховая . . .	35,6	14,3	6,8	1,8
Плосколистная	30,7	17,1	7,3	1,9
Желтая . . .	41,3	16,7	4,3	2,0

* Условное название неидентифицированных кислот.

Как уже было упомянуто, чага хорошо растет на искусственных средах, но ни на одной из обычных сред она не накапливает пигментного комплекса, характерного для природной чаги.

Поскольку осаждаемый пигментный комплекс имеет ароматическую природу, мы попытались вводить в состав питательных сред индивидуальные вещества ароматической природы (фенолы, ароматические кислоты), а также лигнин в неизменном состоянии (опилки из здоровой древесины березы) и так называемый биологический лигнин. Из всех вариантов сред только на средах, содержащих оба типа лигнина, получены обнадеживающие результаты. На всех других средах полученные темно-окрашенные вещества, осаждаемые соляной кислотой, резко отличались по своему составу от пигментного комплекса, образуемого чагой в природных условиях.

На средах с опилками поверхностная культура чаги через три месяца начинала выделять в среду светло-коричневый пигмент, легко осаждаемый соляной кислотой. При исследовании продуктов гидролиза этого пигментного комплекса оказалось, что по своему составу он приближается к природному. Это сходство составов увеличивалось с продолжительностью роста, и через 14 месяцев полученный комплекс был совершенно идентичен природному. Однако такая продолжительность опыта являлась нежелательной. Поэтому для ускорения образования осаждаемого комп-

лекса чагой в культуре были использованы опилки, где лигнин находился в более подвижном состоянии. Этот так называемый биологический лигнин был получен нами после выращивания на опилках грибов, относящихся к деструктивному типу гниения (*Poria vaporaria*, *Coniophora cere-*

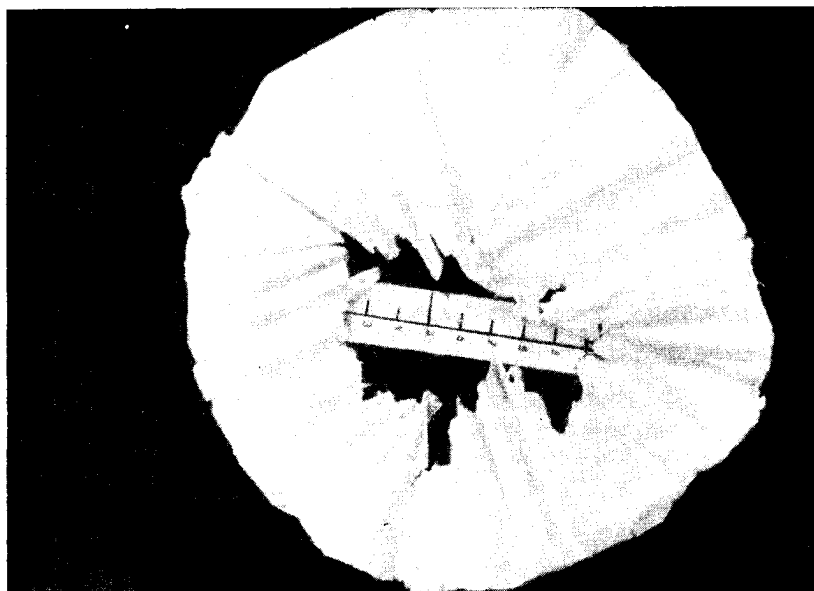


Рис. 7. Разрушение фильтра культурой мельниковской чаги

bella и др.). Эти грибы, разрушая клетчатку и не затрагивая лигнин, делали молекулу последнего более доступной и растворимой. Полученный через шесть месяцев на «биологическом» лигнине пигментный комплекс был по своему составу совершенно идентичен природному (табл. 7).

Таблица 7

Сравнительный состав природного осаждаемого пигментного комплекса чаги и полученного в искусственной культуре
(в % к сухому весу эфирной фракции)

Ароматические кислоты	Комплекс на средах с опилками		Комплекс на биологическом лигнине через 6 мес.	Природный комплекс
	через 6 мес.	через 14 мес.		
„Оранжевые“ . . .	18,2	26,1	26,14	25 — 35
Сиреневая	6,91	16,12	15,16	15 — 17
Ванилиновая . . .	2,88	6,6	5,05	5 — 7
Параоксибензойная	1,52	3,8	4,62	1,2 — 2,0

Таким образом, впервые в искусственной культуре гриба было получено характерное для него высокомолекулярное соединение сложной ароматической природы. Это вещество, накапливаемое в природных условиях в течение очень длительного времени, удалось по-

лучить в искусственных условиях сравнительно за короткий срок. Можно предположить, что применение среды, куда входили бы отдельные структурные единицы березового лигнина, еще более ускорило бы образование пигментного комплекса.

Другим важным фактором, могущим ускорить накопление комплекса, должна явиться глубинная культура чаги, условия развития которой в настоящий момент изучаются в лаборатории новых антибиотиков.

ВЫВОДЫ

1. Выяснены условия развития чаги в искусственной культуре.
2. Культура чаги разрушает клетчатку за шесть месяцев на 20%. Различные штаммы чаги разрушают за 11 месяцев березовую древесину в среднем на 25%, а ольховую — на 33%.
3. По химическому составу наросты чаги из разных географических районов мало отличаются друг от друга. Наибольшее количество водорастворимых соединений имеет ольховая чага.
4. Осаждаемый пигментный комплекс чаги, относящейся к высокополимерным соединениям типа гуминовых кислот, обладает физиологическим действием и имеет довольно постоянное соотношение входящих в него ароматических кислот.
5. В условиях искусственной культуры чаги пигментный комплекс, идентичный природному, образуется только на средах, содержащих нативный лигнин.
6. Применение так называемого биологического лигнина, где связь лигнина с клетчаткой была нарушена, ускорило образование пигментного комплекса вдвое.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А. С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. Изд-во АН СССР, 1953.
- Ванни С. И. Лесная фитопатология. Ленинград, 1938.
- Иванов Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений. Ленинград, 1935.
- Катаевская Н. Н. Чага. Тр. Сибирск. Института с.-х. и лесоводства, 1929, т. 10, вып. 1, 39—48.
- Лапин И. И. К вопросу о лечении рака народными средствами. Лечение рака настоем трутовика. (*Polyporus igniarius*). Русская медицина, 1889, № 16, 243—244, № 17, 261—262.
- Ловягина Е. В., Шиврина А. Н., Платонова Е. Г. Изучение продуктов гидролиза действующего начала чаги методами распределительной хроматографии. Ж. Биохимия, 1958, т. 23, вып. 1, 41—46.
- Николаева Т. Л. К вопросу о возбудителях «чаги». Ботанический журнал, 1955, т. 40, № 2, 233—237.
- Якимов П. А., Булатов П. К., Березина М. Н. Препарат БИН-чага. Вестн. АН СССР, 1957, № 4, 88—91.
- Campbell W. a. Davidson R. A poria as the fruiting stage of the fungus causing the sterile conks on birch. Mycologia, 1938, v. 30, N 5, 553—560.
- Froben E. Glückliche Behandlung einer krebshaften Ohren-Drüsen — Geschwulst durch Birkenschwamm (*Polyporus betulae*). Medizin. Zeitung Russlands, 1858, N 20, 155—156.
- Małonowicz M., Wandokanty Fr., Utzig J., Kotz J. Giala hamujące mitoze u roślin wysochnione z zagwi Brzozowej *Polyporus betulinus*. Med. veteryn., 1955, N 1, 39—44.
- Verrall A. Variation in *Fomes ignarius* (L). Gill. Techn. Bull., 1937, 117.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
В. Н. Шапошиников. Физиология обмена веществ микроорганизмов — основа рациональной технологии использования их в производственных процессах	5
М. Н. Мейсель. Структурная физиология микробной клетки	13
Н. Д. Перусалимский. О закономерностях роста и развития микроорганизмов	20
<u>Г. М. Френкель и М. К. Карпенко.</u> Соотношение между энергетическими процессами у некоторых облигатных и факультативных анаэробов	38
З. Г. Разумовская. О значении концентраций веществ питательной среды при окислении сэрбита уксуснокислыми бактериями	46
М. С. Лойцянская. Физиология бактерий быстрого способа производства уксуса и их положение в системе рода <i>Acetobacter</i>	52
И. Я. Веселов, Э. Г. Кузнецова. О физиологической роли образования молочной кислоты гомоферментативными молочнокислыми бактериями	61
М. Р. Гибишман. Влияние некоторых факторов на развитие и биохимические свойства молочнокислых стрептококков в молоке и сыре	72
М. Б. Тевилевич. Потребность в витаминах и синтез некоторых витаминов группы В у культур <i>Streptococcus lactis</i>	80
Г. А. Новикова, Э. А. Петрова, В. И. Ушакова и Е. И. Феофилова. Образование диацетила и ацетона молочнокислыми стрептококками	87
В. В. Липиц и Н. Д. Колчинская. Обмен азота у новой разновидности <i>Clostridium butyricum</i> Prazmowsky, продуцирующей бутиловый спирт	93
Е. Я. Рашба, Т. А. Галкина, Н. Я. Захарова и М. Б. Каганская. Биохимические изменения, наблюдаемые у некоторых бактерий кишечной группы в процессе их изменчивости	102
З. И. Телегина и З. С. Смирнова. Влияние органических веществ на интенсивность окисления пропана у <i>Mycobacterium lacticolum</i> и <i>Pseudomonas</i> sp.	110
Г. И. Журавский. О физиологической природе синтеза лимонной кислоты у <i>Aspergillus niger</i> Mich.	116
Е. Я. Калашиников. Биохимические и физиологические особенности гриба <i>Aspergillus oryzae</i> и влияние условий его культивирования в производстве на образование амидолитических и протеолитических ферментов	132
Р. В. Феникова и Е. А. Двадцатова. Амидолитическая активность <i>Aspergillus oryzae</i> при выращивании на искусственных средах	144
В. В. Вяткин. Влияние солей магния на ферментативную активность глубинной культуры <i>Aspergillus niger</i>	150
Г. М. Шавловский. Влияние железа на синтез рибофлавина и дыхательные системы дрожжей <i>Candida Guilliermondii</i>	157
А. Б. Лозинов и В. А. Ермаченко. Физиологические изменения <i>Saccharomyces cerevisiae</i> при адаптации к NaF	165
М. Я. Калужный. Сорбция дрожжей волокнами целлюлозы и ее значение при сбраживании сульфитных шелоков	172

Содержание

287

Л. Г. Ноткина. Биохимические основы сушки хлебопекарных дрожжей	183
Е. А. Плевако. Влияние концентрации питательных веществ на скорость роста дрожжей-сахаромицетов при культивировании их по воздушно-приточному способу на мелассовых средах	195
Э. Э. Друблянец, Н. И. Ткаченко, З. Т. Иванова. Особенности сбраживания древесных гидролизатов дрожжами <i>Schizosaccharomyces Pombe</i>	203
С. Л. Бринберг, Е. И. Сурикова, В. А. Северин, О. З. Грабовская и Т. И. Гринюк. Сравнительное физиологическое исследование штаммов <i>Actinomyces streptomycini</i> в связи с биосинтезом стрептомицина	212
Т. Б. Казанская и Е. А. Андреева. Влияние азотистых фракций соевой муки и некоторых аминокислот на рост и биосинтез стрептомицина	225
М. Н. Бехтерева, Н. А. Кошелева и В. Э. Хржановская. Физиологические особенности <i>Actinomyces lavendulae</i> в связи с условиями культивирования	234
П. А. Агазов, И. М. Федорова и Л. А. Галанина. Динамика фосфорсодержащих веществ мицелия <i>Actinomyces violaceus</i> в связи с его способностью образовывать антибиотическое вещество	245
Н. В. Орлова, Л. А. Попова, В. Г. Макаревич, Т. П. Верховцева. Физиологические особенности продуцентов тетрациклинов	251
Н. М. Неронова. Влияние перемешивания на развитие <i>Penicillium chrysogenum</i> ИНМИ-243 и образование им пенициллина	265
О. П. Низковская, Н. М. Милова, А. Н. Шиврина, Е. В. Ловягина и Е. Г. Платонова. К вопросу биологии и биохимии культуры чаги	277

Физиология и биохимия микроорганизмов

Труды Института микробиологии, вып. 6 (сборник работ)

*Утверждено к печати
Институтом микробиологии Академии наук СССР*

Редактор Издательства *Е. Л. Рубан*
Технический редактор *Г. А. Астафьева*

РИСО АН СССР № 109-50В. Сдано в набор 4/VI 1959

Подписано к печати 23/X 1959 г. Формат 70×108^{1/16}.

Печ. л. 18 = 24,66 усл. печ. л. = 22,7 уч.-изд. л.

Тираж 2000 экз. Т-10376. Изд. № 3765.

Тип. зак. № 3543

Цена 15 руб. 90 коп.

*

Издательство Академии наук СССР
Москва, Б 62, Подсосенский пер., 21
2-я типография Издательства
Москва, Г-90, Шубинский пер., 10

О п е ч а т к и

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
65	Табл. 3 графа 1	Обычная глюкоза 200 мл	+ обычная глюкоза.
160	Табл. 3 графа 1	Среда Co ⁺⁺	Среда + Co ⁺⁺
175	33 стр.	кислотомолочных	кисломолочных
276	2 стр.	j. jen.	J. Gen.

Груды Ин-та микробиологии, вып. 6

15 p. 90 к.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

Т Р У Д Ы И Н С Т И Т У Т А Г Е О Г Р А Ф И И

LXXVII

**МАТЕРИАЛЫ ПО ГЕОМОРФОЛОГИИ
И ПАЛЕОГЕОГРАФИИ СССР**

21

**РАБОТЫ
ПО СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВОМУ
АНАЛИЗУ**



1959

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ
LXXVII

МАТЕРИАЛЫ ПО ГЕОМОРФОЛОГИИ
И ПАЛЕОГЕОГРАФИИ СССР

21

РАБОТЫ
ПО СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВОМУ
АНАЛИЗУ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
1959

Ответственный редактор
доктор географических наук
В. П. Гричук

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий выпуск «Материалов по геоморфологии и палеогеографии СССР» включает восемь статей, в основу которых положены данные, полученные в процессе полевых работ и камеральных исследований, проведенных Лабораторией спорово-пыльцевого анализа Института географии АН СССР.

Две первые статьи сборника — В. П. Гричука и З. П. Губониной — посвящены решению стратиграфических проблем. Статья В. П. Гричука касается вопроса о границе между третичной и четвертичной системами, устанавливаемой на основе палеоботанических данных. Вопрос этот в последние годы широко дискутируется как в советской, так и в зарубежной литературе, но все высказывавшиеся до сего времени точки зрения основывались главным образом на анализе палеозоологических и геологических материалов. В связи с этим привлечение для решения этого вопроса палеоботанических материалов является безусловно интересным. В статье З. П. Губониной излагаются результаты палеоботанического изучения четвертичных отложений северной части Западной Сибири, и делается попытка разработки новых приемов интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа. Эта статья имеет не только теоретическое, но и практическое значение, так как установление стратиграфии отложений этой территории необходимо для решения многих важных задач.

Следующие четыре статьи — Е. А. Мальгиной, Р. В. Федоровой и М. Х. Монозон — имеют методический характер. В них освещаются вопросы о закономерностях воздушного переноса пыли и спор и путях формирования спорово-пыльцевых спектров в условиях пустынь. Первому из этих вопросов посвящена обширная литература, в основном освещающая качественную сторону указанного процесса. В статьях Р. В. Федоровой и М. Х. Монозон приводятся данные о количественных закономерностях процесса, и поэтому эти статьи имеют существенное значение для углубления наших знаний в этой области. Что касается процесса формирования спорово-пыльцевых спектров в пустынях, исследованию которого посвящена статья Е. А. Мальгиной, то до сих пор в литературе отсутствовали какие-либо данные по этому вопросу.

Закрывающие сборник статьи Р. В. Федоровой и М. Х. Монозон по морфологии пыльцы и спор некоторых современных растений содержат сведения, необходимые для определения пыльцевых и споровых зерен в ископаемом состоянии. Данные, сообщаемые этими авторами, несомненно будут способствовать расширению возможности видовых определений этих растений при спорово-пыльцевом анализе.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск 77

В. И. ГРИЧУК

НИЖНЯЯ ГРАНИЦА ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА (СИСТЕМЫ)
И ЕЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ НА РУССКОЙ
РАВНИНЕ

ПРИНЦИПЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

Вопрос о нижней границе четвертичного периода, несмотря на его теоретическое и практическое значение, до сих пор еще окончательно не решен. Как известно, он широко обсуждался в 1932 г. на II конференции Международной ассоциации по изучению четвертичного периода Европы в связи с решением о необходимости составления международной карты четвертичных отложений. На этой конференции, в соответствии со взглядами большинства исследователей, было решено проводить нижнюю границу этой системы ниже отложений эпохи мындельского оледенения (при этом принималось, что мындельскому оледенению Альпы соответствуют древнейшее оледенение Русской равнины и эльстерское оледенение Северо-Германской низменности)¹.

Такое стратиграфическое положение нижней границы четвертичной системы как официальное решение международной конференции было принято в СССР при всех съемочных и других геологических работах и исследованиях. В отношении вледниковой области примерно в это же время стало общепринятым (исходя в основном из работ А. И. Павлова) проводить эту границу по подошве бакинских отложений.

Однако в дальнейшем, по мере накопления данных, по-новому освещающих те или иные моменты истории четвертичного периода, в литературе стали появляться высказывания о необходимости вернуться к рассмотрению вопроса о его нижней границе. При этом в качестве такой границы обычно предлагались другие стратиграфические горизонты. В особенности многочисленными стали такие предложения в последние годы.

Помимо обсуждения в ряде отдельных статей, вопрос о границе между третичным и четвертичным периодами рассматривался на XVIII сессии Международного геологического конгресса в 1948 г. в Лондоне и на XIX сессии в 1953 г. в Алжире.

Систематический обзор всех опубликованных материалов, относящихся к данной проблеме, представляет большие трудности уже в силу своей обширности (даже если ограничиваться советской литературой) и не входит в нашу задачу. Отметим только, что авторы соответствующих работ, исходя

¹ В четвертичную систему включалась также толща отложений, непосредственно предшествующих этой ледниковой эпохе (предледниковые отложения).

из различных принципиальных соображений и пользуясь разными материалами, предлагают проводить эту границу по самым различным стратиграфическим горизонтам, начиная от середины плейстоцена (если брать последний в общепринятых рамках) и кончая миоценом включительно. Это разнообразие точек зрения хорошо выразил Н. И. Николаев, указавший, что «в настоящее время вряд ли можно наметить какую-либо стратиграфическую границу между четвертичной и третичной системами, не повторяя уже ранее сделанных предложений» (1950, стр. 9).

Приводимая ниже схема, в которой сведены предложения ряда авторов, показывает, что в этих словах нет преувеличения.

Горизонты и ярусы	Авторы
I. Ледниковая область	
Современный (постледниковый)	
Вюрмский	
Рисс-вюрмский	В. И. Крокос (1936 г.)
Рисский	Д. Н. Соболев (1940 г.)
Миндель-рисский	А. И. Павлов (1925 г.); В. И. Громов (1946 г.); Г. Ф. Мирчинк (1940 г.); Г. И. Горецкий (1956 г.)
Миндельский	
Гюнц-миндельский	
Гюнцский	С. Я. Яковлев (1950 г.); А. И. Москвитин (1956 г.) ¹
Верхний миоцен	
II. Вспеледниковая область	
Современный	
Хвалынский	Н. И. Андрусов (1918 г.)
Хазарский	А. И. Павлов (1925 г.); Г. И. Горецкий (1956 г.)
Бакинский	
Анжеронский, Чаудинский	Д. Н. Соболев (1940 г.); Б. П. Жижченко (1948 г.); С. А. Яковлев (1950 г.)
Акчагыльский, Куяльницкий	Б. П. Жижченко (1950 г.); С. А. Ковалевский (1933 г.); А. И. Москвитин (1956 г.)
Продуктивный, Киммерийский	
Понтический	В. И. Громов (1948, 1950 гг.); Н. И. Николаев (1949, 1950 гг.)
Мэотический	

¹ А. И. Москвитин проводит нижнюю границу четвертичной системы ниже отложений дунайского оледенения, предшествовавшего гюнцскому.

Это обилие разнообразных и взаимоисключающих предложений следует, по видимому, связывать со многими обстоятельствами, из которых мы отметим здесь лишь два, с нашей точки зрения, наиболее существенных.

Таким обстоятельством прежде всего является отсутствие единства взглядов на критерии, которые должны быть положены в основу выделения четвертичного периода. Вопрос этот до сих пор остается почти нераз-

работанным. Авторы как общих работ по четвертичному периоду, так и учебников по исторической геологии ограничиваются, как правило, указанием, что под термином «четвертичный период» понимается последний геологический период в истории Земли. Другим практически не менее важным моментом является недостаток наших знаний в области геологии и палеонтологии четвертичных отложений, которые почти повсюду до сих пор остаются очень слабо изученными за исключением Европы.

Некоторые исследователи полагают, что поскольку вся стратиграфическая шкала, начиная с палеозоя, строится на палеонтологической основе, то на этой же основе должно быть проведено разделение и последних периодов в геологической истории Земли — третичного и четвертичного.

Из советских исследователей наиболее последовательно эту точку зрения проводит В. И. Громов, который в ряде своих работ, начиная с 1948 г., настаивает на необходимости при разделении третичного и четвертичного периодов исходить, прежде всего, из палеонтологических материалов¹. При этом он указывает, что хронологические рамки, принятые на II конференции Международной ассоциации по изучению четвертичного периода, выделяют такой отрезок времени, который охватывает по отношению к млекопитающим историю лишь подвидов и некоторых видов с момента их появления. Исходя из этого, В. И. Громов полагает, что у нас нет никаких оснований считать этот отрезок времени геологическим периодом и что он по своему объему может быть приравнен лишь к эпохе. По мнению В. И. Громова, четвертичный период (который он, пользуясь термином А. П. Павлова, предлагает называть антропогенным периодом) следует начинать гораздо раньше, а именно с конца миоцена, когда появляются современные роды и подсемейства млекопитающих, а также предковые формы человека.

В. И. Громов указывает, что при таком изменении нижней границы мы получаем возможность четко выделить по фауне млекопитающих три отдела этого периода: I — плиоцен — доледниковый антропоген; II — плейстоцен — доледниковый антропоген; III — голоцен — послеледниковый антропоген.

Однако, не отрицая справедливости замечания В. И. Громова о роли палеонтологических данных для построения общей геохронологической шкалы, с его выводом нельзя согласиться по многим соображениям.

Одно из них заключается в том, что при таком толковании объема четвертичного периода в очень сильной степени, если не полностью, затуманивается его основная особенность как периода, к которому приурочено явление грандиозных материковых оледенений, оставивших большие или меньшие следы в живой природе всей Земли.

Вместе с тем известно, что еще в 1897 г. VII сессия Международного геологического конгресса указала на необходимость учитывать при установлении границ между системами, помимо палеонтологических данных, также и данные, относящиеся к крупным физико-географическим явлениям, распространившимся на весь земной шар. Эта рекомендация, принципиальная правильность которой никем никогда не оспаривалась, несомненно должна быть учтена в первую очередь в отношении последних этапов геологической истории.

Аналогичная точка зрения была высказана и специальной Стратиграфической комиссией Всесоюзного геологоразведочного института. В изданной этой комиссией в 1954 г. работе «Стратиграфические и геохронологи-

¹ В последнее время к этой точке зрения присоединились К. В. Никифорова и Н. И. Краснов в опубликованной ими совместно с В. И. Громовым статье (1958).

ческие подразделения» указывается, что палеонтологические материалы являются лишь чуткими индикаторами процесса развития Земли и не имеют самодовлеющего значения для стратиграфических подразделений большого масштаба (эр, периодов, эпох). При этом подчеркивается, что критерии для выделения последних следует искать в истории Земли, в процессе развития географической среды.

Если исходить из этих позиций, то следует признать, что явления, на которые указывает В. И. Громов (появление современных родов и подсемейств млекопитающих, а также предковых форм человека), не могут быть признаны критериями для выделения четвертичного периода, так как мы не можем считать, что они отражают какие-то резкие изменения физико-географических условий.

Кроме того, остается недоказанным, почему для разделения третичного и четвертичного периодов мы должны опираться на историю родов именно млекопитающих, а не каких-либо других организмов, например молюсков или высших цветковых растений. Этот вопрос приходится ставить в связи с тем, что, например, многие современные роды цветковых растений известны в палеогеновых отложениях, а некоторые даже в верхнемеловых. Таким образом, их история является значительно более длительной, чем история родов млекопитающих по представлениям В. И. Громова.

Большинство исследователей (как это следует из существа их работ) выделяет четвертичный период на основании климатических признаков. Последователи этой концепции считают, что то значительное похолодание, которое в конце концов привело к первому оледенению и затем многократно повторялось, является наиболее характерной чертой, отличающей четвертичный период от предшествующей части кайнозоя — третичного периода. По этой концепции те крупнейшие изменения органического и неорганического мира Земли, которые произошли в четвертичном периоде, являются в значительной мере производными как первичного охлаждения, так и последующего охлаждающего влияния возникших ледников. При этом обычно считается, что наиболее древние кайнозойские оледенения, следы которых до последнего времени были известны лишь в горных странах (ашеронское оледенение Кавказа, дунайское и гюнцское оледенения гор Средней Европы и др.), были вызваны не климатическими, а преимущественно тектоническими причинами — поднятием гор выше нижней границы хинносферы. Допускалось, что горное оледенение, обусловленное в основном только тектоническими причинами, не должно было оказывать существенного влияния на природу окружающих равнинных пространств. Последнее является одним из основных соображений для отнесения этих оледенений не к четвертичному периоду, а к концу третичного.

Таким образом, в качестве четвертичного периода выделяется отрезок времени, в течение которого развивались обширные ледниковые покровы на равнинных территориях Евразии и Америки. Первым таким оледенением, как уже указывалось выше, по мнению многих исследователей (А. И. Павлова, Г. Ф. Мирчинка, А. И. Мазаровича, К. К. Маркова, Н. И. Герасимова и др.), является мидельское, т. е. окское (лихвинское) оледенение Русской равнины и соответствующее ему эльстерское оледенение северной Германии.

К эпохе этого оледенения относится первое появление (по крайней мере в Европе) представителей родов *Leptobos*, *Elephas* и *Equus* и вымирание таких широко распространенных ранее (в плиocene) форм, как мастодонты и гиппарионы. Э. Ор, а за ним и ряд других исследователей (А. И. Пав-

лов, Г. Ф. Мирчиник и др.) видели в этих изменениях фауны палеонтологическое обоснование выделения четвертичного периода.

Насколько можно судить по опубликованным работам, подавляющее большинство авторов, придерживающихся «климатической» концепции четвертичного периода, рассматривает как эти, так и другие палеонтологические материалы главным образом как признак для практического проведения нижней границы четвертичного периода, но отнюдь не как основной (или один из основных) критерий для разграничения третичного и четвертичного периодов.

В последнее время появилась и третья точка зрения, пытающаяся сочетать палеогеографический и палеонтологический критерии. Согласно этой точке зрения, в качестве четвертичного (антропогенного) периода предлагается выделять время, к которому относится возникновение материковых оледенений и появление человека, и в соответствии с этим проводить его нижнюю границу, руководствуясь двумя признаками: возникновением следов древнейшего оледенения и временем появления древнейшего человека как социального существа. При этом обычно указывается, что такая точка зрения опирается на «комплекс» признаков и, следовательно, должна давать наиболее объективное и верное решение вопроса (Горецкий, 1956).

Нам кажется, что с подобного рода взглядами, представляющими крайнее проявление антропоцентризма в геологии, нельзя согласиться так же, как и с чисто палеонтологической концепцией. Прежде всего мы не имеем доказательств того, что появление человека и материковые оледенения представляют собой взаимосвязанные явления, а следовательно, не можем рассматривать их как естественный комплекс. Таким образом, ссылки на комплексность данного подхода не имеют под собой реальной почвы.

Кроме того, эта точка зрения не опирается на какие-либо специальные исследования, доказывающие одновременность названных явлений. Такие исследования до сих пор никем не производились, а учитывая то обстоятельство, что все известные находки древнейших остатков человека относятся главным образом к тропическим и субтропическим странам, трудно допустить, чтобы при современных методах удалось в ближайшее время дать действительно обоснованную хронологическую увязку этих находок с оледенениями в пределах умеренных и высоких широт.

Из всех изложенных концепций четвертичного периода климатическая (вернее, палеогеографическая), логически хорошо обоснованная и опирающаяся на большой фактический материал, в настоящее время, как уже было отмечено, пользуется наибольшим признанием.

В последние годы появились некоторые новые факты, заставляющие несколько пересмотреть прежнюю точку зрения на материковые оледенения равно как на решающий критерий для выделения четвертичного периода. В основном это данные палеоботанических исследований, выполненных в последние годы в Голландии (Wolters, 1954), северной Италии (Marius, 1949; Lönn, 1950) и Польше (Szafer, 1953, 1954), которые показали, что первое резкое обеднение флоры термофильными элементами произошло значительно раньше мünдельского (краковского) оледенения.

Большинство современных западноевропейских авторов сопоставляет это похолодание со временем гюнцского оледенения Альп. Влияние этой холодной эпохи оказалось настолько сильным, что из европейской флоры уже навсегда исчезли многие виды, ранее широко распространенные. В наступившую затем теплую эпоху произошло значительное восстано-

ленные теплолюбивой флоры, но в северной половине Европы она по своему составу уже значительно отличалась от флоры плиоцена (Szafer, 1954). Таким образом, эти исследования указывают на наличие типично выраженного межледникового, более древнего, чем то, которое обозначается как миндель-рисское или первое мазовецкое (т. е. соответствующее окско-днепровскому межледниковью Русской равнины). Геологические данные о следах этого древнейшего оледенения в пределах равнинной части Европы пока еще очень скудны и относятся лишь к районам, прилегающим к Северному и Балтийскому морям (Szafer, 1953; Woldstedt, 1954). Но в Карпатах и Альпах связанные с ним отложения известны во многих пунктах и имеют довольно широкое распространение. Вольдштедт (Woldstedt, 1954) высказывает предположение, что ледниковый покров в эпоху древнейшего оледенения распространялся лишь на область Скандинавии и ближайшие районы на севере континентальной Европы.

Все это позволяет предположить, что обширные материковые оледенения равнинных территорий нельзя рассматривать как единственный признак для выделения четвертичного периода. Хотя эти оледенения, разделяющиеся теплыми межледниковыми эпохами, являются, несомненно, самой характерной особенностью четвертичного периода, однако, по-видимому, будет более правильным за его начало считать первое резко выраженное изменение географической среды, причинно связанное с сильным похолоданием в пределах умеренных и высоких широт и являющееся первым звеном последующих ритмических и сильных колебаний климата, аналогичных по своему характеру.

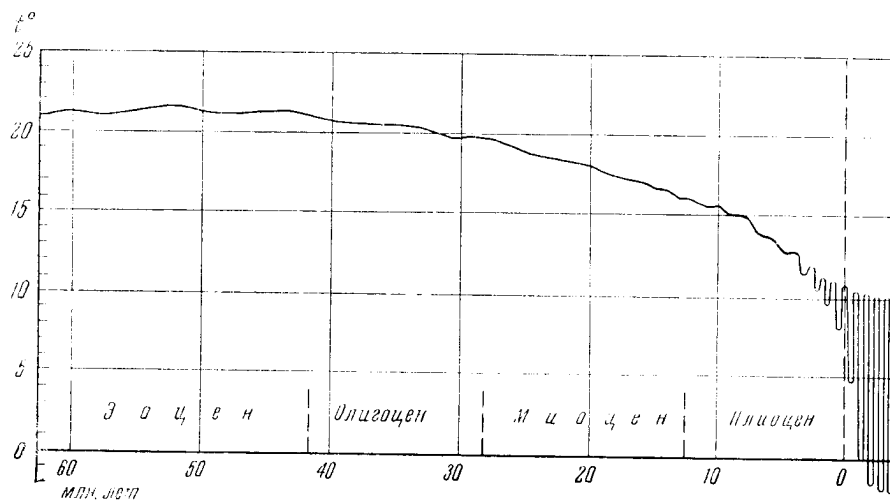
Если это похолодание вызвало быстрое и притом такое сильное изменение флоры и фауны, что они на значительной части континентов уже не восстанавливались в прежнем виде (или близком к нему), то подобное явление мы с достаточным основанием могли бы считать за начало четвертичного периода.

Давать этому явлению подобную оценку, независимо от того, сопровождалось ли оно образованием обширных ледниковых покровов на равнинах Европы (или хотя бы установлением здесь отрицательных средних годовых температур, как это было в некоторые из последующих эпох оледенений), нас заставляет характер изменений географической среды. Необратимый характер изменений органического мира является, с нашей точки зрения, одним из важнейших признаков, так как служит надежным показателем того, что все дальнейшее развитие географической среды протекало при участии нового мощного физико-географического фактора — периодических материковых оледенений.

По-видимому, нет необходимости доказывать, что границы между эрами и периодами не могут быть резкими и что они должны проводиться там, где какие-либо явления, которые мы считаем наиболее характерными для данного отрезка времени, начинают проявляться уже в полной мере. Так, достаточно хорошо установлено, что эпохи с более низкими средними годовыми температурами отмечались, начиная с конца миоцена, однако эти колебания климата в неогене не достигали таких размеров, чтобы привести к радикальным изменениям органического мира в целом. Вольдштедт (Woldstedt, 1954) специально останавливается на вопросе о характере климатических колебаний третичного и четвертичного периодов и приводит диаграмму, показывающую изменения средних годовых температур в центральной Европе в кайнозое. На этой диаграмме (фиг. 1) достаточно хорошо видно, как амплитуды указанных колебаний к концу

кайнозой становятся все больше и, наконец, достигают таких размеров, что делают правомерным выделение того отрезка времени, к которому они относятся, в самостоятельный период.

Совершенно очевидно, что вполне бесспорное установление изменений географической среды такого масштаба, который был указан выше, возможно лишь на базе широкого палеогеографического анализа, при помощи которого можно должным образом учесть и сопоставить друг с другом все аспекты изучения геологического прошлого — палеоботанический,



Фиг. 1. Кривая изменений средней температуры для центральной Европы в третичном и четвертичном периодах по Вольдштедту (Woldstedt, 1955). Масштаб времени для четвертичного периода в четыре раза больше, чем для третичного.

палеозоологический, литологический (в том числе и ритмо-стратиграфический и др.). При этом приобретает исключительное значение правильная оценка данных, полученных различными методами, для характеристики географической среды соответствующего времени.

Способность фауны к активным миграциям и отсутствие такой способности у высших растительных организмов, относительно незначительная изменчивость водных масс как среды обитания, а также различная степень выраженности следов климатических условий в период накопления пород различного генезиса и состава — общеизвестны. Все это приводит к тому, что характер физико-географических условий прошлого с разной степенью отчетливости и полноты находит свое отражение в палеоботанических, палеозоологических, литологических и других материалах. Отсюда следует, что значение, например, флоры высших растений, наземной фауны млекопитающих, морских моллюсков, литологии осадков как индикаторов физико-географических условий и их изменений весьма различно и это различие должно быть соответствующим образом учтено при стратиграфических построениях. Несомненно, что только путем всестороннего и глубокого палеогеографического анализа мы сможем вполне обоснованно и убедительно решить вопрос о границе между третичным и четвертичным периодами.

Следует признать, что, несмотря на огромное количество накопленных материалов, мы в настоящее время еще весьма далеки от возможности выполнения такого анализа во всем его объеме. Однако нам представляется,

что попытки наметить какое то решение вопроса о границе этих периодов по материалам, охватывающим лишь ограниченную сумму фактов, например палеоботанических, все же не лишены известного интереса хотя бы уже по одному тому, что они могут явиться рабочими гипотезами для дальнейших исследований.

В СССР еще не производились специальные палеоботанические исследования в связи с вопросом о нижней границе четвертичной системы. Хотя изучение ископаемой флоры, например Русской равнины, в настоящее время продвинулось очень значительно (по крайней мере в количественном отношении), все же систематизация имеющихся материалов под углом зрения этой проблемы наталкивается на ряд затрудняющих обстоятельств.

Прежде всего следует отметить значительную неравномерность изученности флоры, приуроченной к различным стратиграфическим горизонтам. Так, например, палеоботанические материалы по нижнему плейстоцену и плиоцену значительно беднее, чем по миоцену или верхнему плейстоцену; данных по ледниковым эпохам во много раз меньше, чем по эпохам межледниковым. Существенно и то, что у нас до сих пор отсутствуют детально изученные разрезы, которые представляли бы собой непрерывную серию осадков плиоцена и нижнего плейстоцена, т. е. разрезы, непосредственно и без перерывов фиксирующие переход от одного периода к другому. Отсутствуют и монографические работы по отдельным местонахождениям плейстоценовой и плиоценовой флоры.

Все это, конечно, в значительной мере затрудняет использование палеоботанических данных и заставляет ограничиваться пока лишь самыми общими выводами.

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ

Для разграничения отложений третичной и четвертичной систем большое значение имеет вопрос о признаках, которые могли бы быть практически использованы для определения стратиграфического положения соответствующей границы. Совершенно естественно, что этот вопрос будет решаться по разному в зависимости от исходных позиций при определении критериев для выделения четвертичного периода.

Для исследователей, стоящих на точке зрения климатической и палеогеографической обусловленности четвертичного периода, указанный вопрос в принципе решается просто. Если принять, что основными характеристическими особенностями этого периода, отличающими его от предшествующего третичного, являются материковые оледенения, то тогда его нижнюю границу, очевидно, следует проводить по стратиграфическому горизонту, к которому относятся следы древнейшего оледенения равнинных территорий. Если же принять более универсальную точку зрения и считать за начало четвертичного периода явление резкого изменения географической среды, связанное с климатическими изменениями (в сторону похолодания) в мировом масштабе, то тогда нижняя граница этого периода, естественно, будет проводиться по тому стратиграфическому горизонту, во флоре и фауне которого мы находим отражение соответствующего климатического перелома.

В первом случае характер признаков не вызывает особых сомнений (таким признаком служит появление ледниковых отложений) и трудности возникают главным образом при установлении стратиграфического положения этих отложений. Во втором — положение более сложно, так как сразу же возникает вопрос: что же мы можем принять за признаки, ука-

зываются на наличие климатического перелома, т. е. за признаки первого большого похолодания и возникшего в связи с этим оледенения.

Несомненно, что одним из наиболее ярких проявлений ледниковых эпох является далекое проникновение к югу (сравнительно с областью ее современного распространения) арктической фауны и флоры. По отношению хорошо изученным верхнелейстоценовым отложениям мы знаем, что арктические фауна и флора являлись существенным элементом ландшафта лишь сравнительно узкой перигляциальной области, и за ее пределами их роль была уже невелика. Если принять, что размеры ледниковых покровов древнейшего оледенения могли быть незначительными, то и соответствующая ему экспансия арктической фауны и флоры должна была ограничиться сравнительно северными широтами, т. е. территориями, на которых более древние четвертичные отложения почти полностью уничтожены последующей денудацией.

Таким образом, вероятность находок на этих широтах соответствующих органических остатков чрезвычайно невелика, что и подтверждается фактическим положением вещей. Мы знаем, что находки арктической фауны в основном приурочены ко времени максимального и последующих оледенений и в более древних слоях почти неизвестны. Так же обстоит дело и с находками ископаемых арктических флор. Большая часть их относится, несомненно, к верхнелейстоценовым отложениям Прибалтийских стран и северной Европы, находки же более древних флор известны лишь в немногих пунктах южной Польши и центральной Франции. Условия залегания этих флор во многих случаях недостаточно ясны, так что биостратиграфическое значение таких находок весьма невелико. Все это заставляет искать другие пути решения вопроса.

Одним из таких путей, с нашей точки зрения, может явиться анализ изменений в характере и составе ископаемых лесных флор верхнекайнозойских отложений, обнаруженных сейчас в очень многих пунктах и изученных в целом достаточно полно.

По имеющимся палеоботаническим данным хорошо известно, что в палеогене в северной половине Евразии появилась, в основном, листопадная, термофильная флора субтропического характера, в течение последующего времени постепенно сменявшаяся все более и более умеренными флорами вплоть до современной бореальной. Последняя приняла свой астоящий облик, несомненно, лишь в конце плейстоцена. В комплексе причин, обусловивших этот сложный исторический процесс, бесспорно, большую роль играли как те изменения климата, которые вызвали материковые оледенения, так и те, которые затем были созданы возникшими ледниковыми покровами. Отсюда мы можем сделать вывод, что достаточно детально проведенный анализ ископаемой флоры неизбежно должен выявить следы соответствующих влияний.

В правомерности такого предположения нас убеждают следующие соображения. Известно, что влияние четвертичных оледенений прослеживается в современной флоре вплоть до южных пределов Евразии. Следовательно, мы имеем все основания ожидать, что по ископаемой верхнекайнозойской флоре Европы (т. е. на территории, непосредственно примыкавшей к древней гляциальной области) можно проследить влияние на состав флоры любой ледниковой эпохи независимо от размеров возникавшего в это время ледникового покрова.

Кроме того, необходимо учитывать, что появление покрова материковых льдов (независимо от его размеров и причин возникновения) представляло собой новое явление в развитии географической среды во вторую половину кайнозоя. Это явление имело причинно-следственную связь

с возникновением новых физико-географических условий, которые во многом должны были существенно отличаться от условий, имевших место в предшествующие эпохи неогена, а многократная повторяемость оледенений обусловила то, что эти новые условия (с теми или другими изменениями) существовали в течение всего четвертичного периода. Отсюда с неизбежностью следует вывод, что органический мир не только в ледниковые, но и в межледниковые эпохи должен был в большей или меньшей степени отличаться от органического мира неогена.

Таким образом, проанализировав состав ископаемой лесной флоры различных стратиграфических горизонтов второй половины кайнозоя, мы сможем получить представление о том, как отражался в составе флоры переход от олигоцена к миоцену и от миоцена к плиоцену, а также установить, к какому стратиграфическому рубежу относится и тот перелом в процессе ее развития, который мы должны будем связать с четвертичным периодом. Данные о характере изменения флоры при переходе от палеогена к неогену и от миоцена к плиоцену, очевидно, могут быть хорошим критерием для оценки значения этого перелома.

Решение такого важного вопроса, как стратиграфическое положение границы между третичной и четвертичной системами, естественно требует рассмотрения палеонтологических материалов с достаточно большой территории. Только таким путем можно рассчитывать на устранение влияния местных и случайных отклонений и получить выводы, имеющие общее значение. С другой стороны, при современном состоянии наших знаний всякая попытка стратиграфической корреляции континентальных отложений удаленных районов наталкивается на большие трудности и не дает надежных результатов. Все эти соображения заставляют нас ограничиться рассмотрением материалов, относящихся только к южной части Русской равнины, в пределах которой стратиграфия третичных и четвертичных отложений разработана сравнительно лучше, чем для других территорий.

Для решения данного вопроса нет необходимости рассматривать историю флоры Русской равнины в третичном и четвертичном периодах во всех ее подробностях. Вполне достаточно вскрыть лишь те ее главнейшие черты и особенности, которые позволили бы установить признаки для проведения рубежа между указанными периодами. Нам представляется, что на первых этапах подобного рода исследования рассматриваемые палеоботанические материалы вполне можно ограничить, остановившись лишь на той их части, которая относится к формам, наиболее чувствительным к физико-географическим условиям и в первую очередь климатическим. Такими формами в растительном мире являются преимущественно деревья и кустарники.

Водные растения, в связи с особенностями среды своего обитания, реагируют на изменения этих условий в гораздо меньшей степени, и, следовательно, не могут считаться равнозначными с деревьями индикаторами климата. Шафер (Szafer, 1954) в своей работе по плиоценовой флоре окрестностей Чорштына специально останавливается на этом вопросе. Он отмечает, что распространение водных растений обусловлено почти полностью термическими условиями климата, и различия в сезонном режиме, в степени аридности и континентальности климата различных территорий сказываются на них лишь в очень малой степени. По его мнению, изменения в составе водных растений отражают только очень сильные изменения климата.

Мы должны отказаться от использования данных по наземным травянистым растениям, найденным в ископаемом состоянии, по двум соображениям. Прежде всего распространение и существование многих из них

зависят главным образом от той экологической среды, которая создается участвующими в образовании фитоценозов древесными породами, и вследствие этого их непосредственная реакция на изменения внешних условий обычно незначительна. Этому положению несколько не противоречит то обстоятельство, что детальная характеристика лесных фитоценозов ведется именно по наземным травянистым растениям. Во вторых, палеоботанические данные о наземных травянистых растениях очень отрывочны и случайны, а к тому же их объем в отношении третичных и четвертичных отложений очень различен.

При использовании палеонтологических материалов часто приходится учитывать ненадежность видовых определений, особенно в тех случаях, когда найденные остатки являются лишь частью организма. Это замечание относится как к палеоботаническим, так и палеозоологическим материалам. Можно привести много примеров, когда монографическая обработка того или другого рода (или семейства) вскрывала много ошибок в сделанных ранее видовых определениях. В отношении палеоботанических материалов можно ограничиться хотя бы ссылкой на те указания, которые имеются в монографических работах по родам *Pterocarya* (Ильинская, 1952), *Parrotia* (Czeczottowa, 1951), *Tara* (Васильев, 1952). Исходя из этих соображений, а также из того, что нашей задачей является установление стратиграфической границы большого масштаба, мы при рассмотрении палеоботанических материалов будем касаться лишь родовых определений.

Опасения, что все эти ограничения рассматриваемых материалов могут привести к каким либо искажениям, способным повлиять на окончательные выводы, нам кажутся необоснованными.

Рассматривая только родовой состав ископаемых флор, мы, естественно, можем установить лишь такие их изменения, которые по своему характеру значительно крупнее и глубже, чем изменения, отражаемые изменениями видового состава. Отсутствие данных об изменениях последнего, конечно, приведет к тому, что история флоры за указанный период будет вырисовываться с меньшей степенью детальности и в несколько упрощенном виде. Однако так же очевидно и то, что отсутствие этих деталей не может исказить наших представлений об основных направлениях развития флоры, отражаемых в изменениях родового состава¹.

Что же касается неполного учета данных об изменениях в составе наземных и водных травянистых растений, то это также может сделать менее четкой и полной характеристику изменений флоры, устанавливаемых по изменениям древесной растительности, и затруднить понимание вызвавших их причин. Но если для нас имеет значение установление хотя бы самого факта изменения флоры на каком-то стратиграфическом рубеже и мы определяем его по изменению состава древесной растительности, то вопрос о том, насколько сильные изменения при этом претерпела и флора травянистых растений, и каковы причины, их вызвавшие, имеет для нас уже второстепенное значение.

Если мы установим, что на определенном горизонте из флоры Русской равнины исчезают, например, такие древесные породы, как каштан, острия, дзельква, ликвидамбар, либоцедрус, нисса, кестелеерия и ряд других, то значение этого факта не станет менее важным, если даже окажется,

¹ Аналогично этому учет данных только о семействах, входящих в состав флоры мезозоя и кайнозоя, не искажает существа наших представлений о характере изменения растительного мира при переходе от одной эры к другой. Отметим попутно, что, по мнению В. Шафера (1956), для исследований современной флоры статистическими методами более важен и более надежен учет не видового, а родового ее состава.

что существенных изменений в составе осок, рдестов или других травянистых растений в это время не произошло. Все сказанное находит свое подтверждение в фактическом положении вещей. Можно указать хотя бы на то, что основные выводы из нашей работы о характере и положении границы между третичной и четвертичной системами хорошо согласуются с выводами Шафера (Szafer, 1954), полученными им при анализе всей ископаемой верхнекайнозойской флоры Пенны.

Нам представляется, что наиболее полное представление о растительности прошлого может быть достигнуто только путем объединения палеоботанических данных, полученных различными способами (в результате изучения пыльцы, спор, семян и плодов, а также листовых отпечатков). Попытки ограничиться при палеофлористических исследованиях только одной группой остатков (например определениями семян и плодов) легко могут привести к неправильным выводам.

Полнота флористических данных при объединении результатов пыльцевого и карпологического анализов и определении листовых отпечатков обуславливается не только тем, что особенности сохранения в ископаемом состоянии пыльцы, семян и листьев резко различны, но и тем, что таким путем мы получаем сведения о флоре довольно значительного района с различными условиями местообитаний.

Примеры удачного сочетания всех способов определения ископаемой флоры дают и опубликованные в последние годы работы польских, немецких и голландских палеоботаников — исследователей четвертичного периода.

Исходя из этих соображений, мы в настоящей работе будем пользоваться для характеристики флоры интересующих нас стратиграфических горизонтов всеми имеющимися данными (определениями пыльцы, семян, древесины и листовых отпечатков).

ИСКОПАЕМЫЕ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

Верхнекайнозойские ископаемые флоры в пределах южной половины Русской равнины известны в настоящее время в очень большом числе пунктов. Однако отсутствие сводных работ монографического характера очень затрудняет полное использование этого огромного палеоботанического материала, поскольку стратиграфическое положение ряда местонахождений растительных остатков до сих пор точно не установлено, да и сами флоры во многих случаях требуют критического пересмотра. В особенности это относится к олигоценовым и миоценовым флорам.

Поэтому в настоящей работе мы ограничимся рассмотрением материалов, относящихся к наиболее полно изученным и богатым флорам, имеющим достаточно надежную возрастную датировку, позволяющую уверенно увязывать их с общей стратиграфической шкалой. Хотя при таком выборе трудно полностью избежать известного элемента субъективизма, однако нам кажется, что ошибки, которые могут в результате этого возникнуть, будут значительно меньше, чем при попытке объединения всех, подчас мало надежных данных. К тому же число флор, исключенных нами из рассмотрения, в общем невелико, причем по плиоцену и плейстоцену использованы все опубликованные данные, независимо от степени полноты изучения растительных остатков в каждом из описанных местонахождений.

В общей сложности мы рассмотрим материалы по 43 пунктам, в которых была обнаружена ископаемая флора, приуроченная к различным стратиграфическим горизонтам.

НИЖНЯЯ ГРАНИЦА ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

17

Стратиграфические горизонты	Местоположение	Стратиграфические горизонты	Местоположение
Олигоцен (тонгрийский, хеттский ярусы, нижний и средний майкон)	Могильно Воляница Тим Ставрополь	Акчагыльский ярус	Подважье Ново-Рачейка Челно-Вершинны Уральск
Нижний миоцен (аквитанский, бурдигальский, гельветский ярусы, верхний майкон)	Шестеринцы Пасеково Нижний Дон Ставрополь	Апшеронский ярус	Саринская низменность Фурманово Эльтон
Тортонский ярус	Ставрополь Большая Мартыновка Александровка на р. Крынке		Матанов Сад Балка Татаркина Куйбышевское водохранилище
Сарматский ярус	Амвросиевка Каховка Демидово Ставрополь	Бакинский ярус	Черный Яр Баскунчак Фурманово и Кзыл-Сарай
Мэотический ярус	Большой Фонтан Сеймены Марьяновка	Окско-днепровский ярус	Лихвин Гридино Афонасово
Киммерийский ярус	Рыбная Слобода Набережные Челны Камские Поляны Жигули Отважный	Днепровско-валдайский ярус	Новые Немыкары Лоев Семиходы Лесковичи

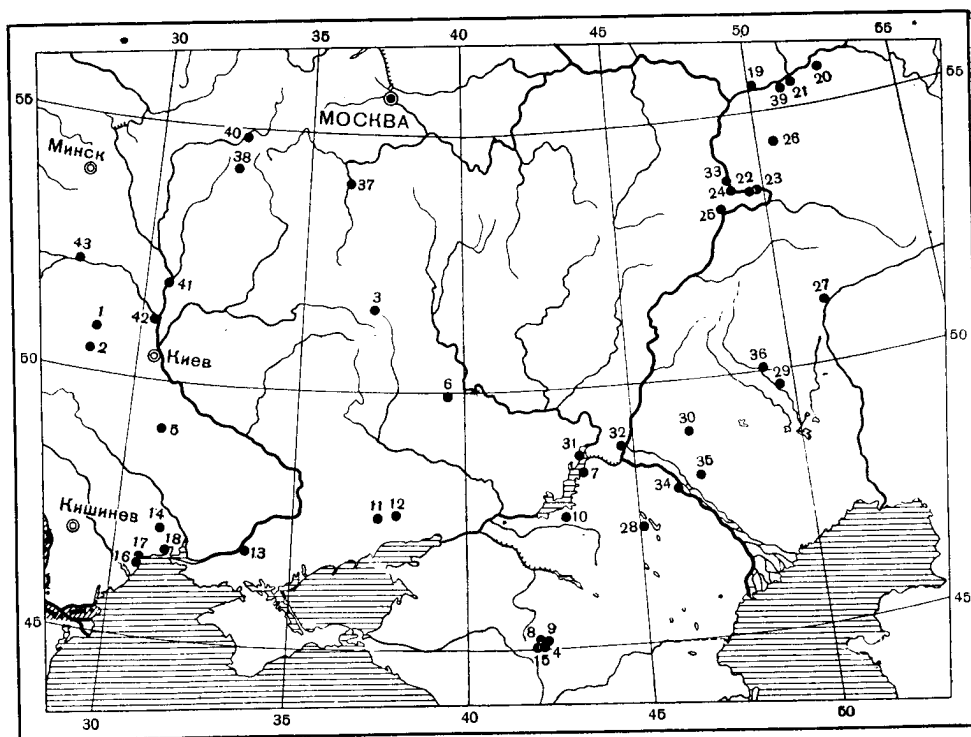
Расположение этих 43 пунктов показано на карте (фиг. 2).

Необходимо еще раз подчеркнуть, что все палеоботанические материалы как по третичным, так и по четвертичным отложениям мы будем рассматривать в настоящей работе только в флористическом аспекте.

Олигоценная флора (тонгрийский и хеттский ярусы, нижний и средний майкон)

Для характеристики родового состава флоры среднего и верхнего олигоцена рассмотрим данные по флоре так называемых полтавских песчанников Воляны в районе сел Могильно и Воляница, и южной окраины Средне Русской возвышенности, в окрестностях г. Тим, а также отложений нижнего и среднего майкона в Предкавказье, в окрестностях г. Ставрополя.

М о г и л ь н о . В районе с. Могильно (несколько южнее г. Коростеня), в долине небольшой реки Уж, в прослоях серых кварцевых песчанников, залегающих в толще песков, уже давно была известна богатая флора, изучавшаяся некоторыми палеоботаниками. П. В. Пименова (1939), запи-



Фиг. 2. Местонахождение описанных ископаемых флор.

Олигоценные флоры: 1 — Могильно; 2 — Воляница; 3 — Тим; 4 — Ставрополь. Нижнемиоценовые флоры: 5 — Шестеринцы; 6 — Пасеково; 7 — Нижний Дон; 8 — Ставрополь. Гортонские флоры: 9 — Ставрополь; 10 — Большая Мартыновка; 11 — Александровка на р. Крынке. Сарматские флоры: 12 — Амвросиевка; 13 — Каховка; 14 — Демидово; 15 — Ставрополь. Маотические флоры: 16 — Большой Фонтан (Одесса); 17 — Сеймены; 18 — Марьяновка. Киммерийские флоры: 19 — Рыбная Слобода; 20 — Набережные Челны; 21 — Камские Поляны; 22 — Жигули; 23 — Пос. Отважный; 24 — Подвалье; 25 — Ново-Рачейна; 26 — Челно-Вершины. Акчагыльские флоры: 27 — Уралец. Апшеронские флоры: 28 — Сарпинская низменность; 29 — Фурманово; 30 — Эльтон; 31 — Матанов Сад; 32 — Балка Татаркина; 33 — Куйбышевское водохранилище. Бакинские флоры: 34 — Черный Яр; 35 — Баскунчак; 36 — Кызыл-Сарай. Окско-Днепровские флоры: 37 — Лихин; 38 — Гридино; 39 — Афонсоно. Днепровско-Валдайские флоры: 40 — Новые Немняры; 41 — Лоев; 42 — Семиходы; 43 — Лесковичи.

мавшаяся монографической обработкой флоры песчаников правобережной Украины, на основании сопоставлений с наиболее известными западноевропейскими местонахождениями, пришла к выводу, что возраст флоры в районе с. Могильно должен быть определен как тонгрийский¹. В этой монографии Н. В. Пименова приводит сводный список найденных здесь форм, содержащий (включая определения И. Ф. Шмальгаузена и А. Н. Криштофовича) 57 названий. Если исключить некоторые определения, лишь предположительно отнесенные к тому или иному роду (как, например, *Sincarpites ovalis* Schm., *Myrtophyllum Warderi* Lesqux и др.), то можно считать установленным присутствие во флоре в районе с. Могильно представителей 25 родов.

¹ В более поздней работе Н. В. Пименова (1954) высказывается за более ранний возраст этой флоры, не приводя, впрочем, никаких новых доказательств. А. Н. Криштофович в ряде своих работ также указывает, что эта флора является более древней — эоценовой. Каких-либо доказательств он также не приводит.

<i>Podocarpus</i> ¹	<i>Quercus</i>	<i>Laurus</i>
<i>Dammara</i> (Agatis)	<i>Ficus</i>	<i>Oreodaphne</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Perseonia</i>	<i>Daphnogene</i>
<i>Glyptostrobus</i>	<i>Grevillea</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Sabal</i>	<i>Hakea</i>	<i>Eucalyptus</i>
<i>Smilax</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Aralia</i>
<i>Salix</i>	<i>Cinnamomum</i>	<i>Andromeda</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Persea</i>	<i>Myrsine</i>
		<i>Diospyros</i>

В о л я н щ и н а. В районе с. Воляницыны в песчаниках, аналогичных песчаникам с. Могильно, Я. Ф. Лепченко (1929) описал очень близкую по своему составу и не менее богатую флору, включающую 54 вида. Сходство видового состава и условий залегания позволяет относить эту флору также к тонгрийскому ярусу. Здесь установлено наличие представителей 25 родов древесных и кустарниковых пород.

<i>Podocarpus</i>	<i>Quercus</i>	<i>Cinnamomum</i>
<i>Agathis</i> (Dammara)	<i>Dryophyllum</i>	<i>Persea</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Ficus</i>	<i>Pittosporum</i>
<i>Chamaerops</i>	<i>Hakea</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Sabal</i>	<i>Lomatia</i>	<i>Ilex</i>
<i>Salix</i>	<i>Banksia</i>	<i>Eucalyptus</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Andromeda</i>
<i>Corylus</i>	<i>Liriodendron</i>	<i>Bumelia</i>
		<i>Neritium</i>

Т и м. Значительно восточнее области распространения волянских песчаников, на южной окраине Средне Русской возвышенности, расположен второй район с выходами олигоценовых песчаников, содержащих растительные остатки. Наиболее известной и изученной является тимская флора. В районе г. Тима кварцевые песчаники мощностью 2—3 м залегают небольшими пятнами на водоразделах, в них часто отмечаются отпечатки листьев и плодов. Изучение этой флоры началось уже давно, последнее исследование принадлежит Я. М. Ковалю (1950). Возраст тимских песчаников не очень ясен, однако присутствие здесь ряда типичных олигоценовых форм указывает на то, что они не могут быть моложе верхнего олигоцена. По данным Я. М. Ковалю, сводный список тимской флоры содержит 70 названий и включает представителей 26 родов.

<i>Pinus</i>	<i>Juglans</i>	<i>Acer</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Corylus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Glyptostrobus</i>	<i>Quercus</i>	<i>Andromeda</i>
<i>Frencia</i>	<i>Ficus</i>	<i>Myrsine</i>
<i>Populus</i>	<i>Laurus</i>	<i>Bumelia</i>
<i>Salix</i>	<i>Acacia</i>	<i>Neritium</i>
<i>Myrica</i>	<i>Cissia</i>	<i>Echitonium</i>
	<i>Cesalpinia</i>	<i>Hedera</i>

С т а в р о п о л ь. Нижне- и среднемайкопские отложения в пределах Предкавказья изучались Е. Д. Заклинской (1953б). Здесь в отложениях баталпашинской и цымлянской свит нижнего майкопа и в среднемайкопских слоях (возраст этих горизонтов был датирован по фауне форамини-

¹ В этом и последующих списках роды расположены по системе Энглера.

фер) найдено большое количество пыльцы, в том числе принадлежащей представителям 39 родов древесных и кустарниковых пород.

<i>Ginkgo</i>	<i>Thuja</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Podocarpus</i>	<i>Cupressus</i>	<i>Celtis</i>
<i>Dacrydium</i>	<i>Platycarya</i>	<i>Zelcova</i>
<i>Araucaria</i>	<i>Engelhardtia</i>	<i>Morus</i>
<i>Pinus</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Liquidambar</i>
<i>Cedrus</i>	<i>Juglans</i>	<i>Hamamelis</i>
<i>Picea</i>	<i>Carya</i>	<i>Myrtus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Corylus</i>	<i>Eucalyptus</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Betula</i>	<i>Rhus</i>
<i>Abies</i>	<i>Alnus</i>	<i>Acer</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Fagus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Castanea</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Libocedrus</i>	<i>Quercus</i>	<i>Fraxinus</i>

Те краткие данные о возрасте перечисленных ископаемых флор, которые были приведены при описании, показывают, что принадлежность этих флор к олигоцену установлена более или менее определенно. В отношении же распределения их по ярусам этого периода материалов еще явно недостаточно. Вместе с тем очевидно, что все они являются в какой-то степени разновозрастными, за исключением, может быть, находок в районе сел Могильно и Воляницыны. Учитывая эти два обстоятельства, приходится считать, что имеющиеся палеоботанические материалы позволяют дать лишь общую характеристику олигоценовой флоры в целом, без попыток детализации ее изменений во времени.

При сопоставлении списков родов, определенных, с одной стороны, в северном районе (Могильно, Воляница, Тим), а с другой — в южном (Ставрополь), заметны довольно значительные различия. Однако в настоящее время трудно судить о том, в какой мере это является отражением действительно имевших место различий во флоре названных районов Русской равнины. Необходимо учесть, что в северных пунктах остатки растений обнаружены в континентальных (возможно, субэкральных) образованиях, в то время как на юге данные относятся к морским осадкам. Несомненно, что различия как в путях захоронения остатков, так и в специфике объектов исследования (отпечатки листьев и пыльца) в значительной мере должны были сказаться на полноте характеристики флоры. В целом же, несмотря на все отмеченные дефекты приведенных выше палеоботанических материалов, мы можем считать, что на основании этих данных родовой состав флоры олигоцена на территории рассматриваемой части Русской равнины может быть освещен с полнотой, достаточной для наших целей.

Эта флора, как показывает приводимый ниже список, включающий 79 родов, характеризуется большим участием вечнозеленых растений, в настоящее время распространенных в тропических и субтропических областях Азии, Австралии, Африки и Америки. Почти такую же роль в ее составе играют и термофильные листопадные и вечнозеленые древесные породы более умеренных широт Азии и Америки. Наряду с этим, интересно отметить присутствие здесь и таких родов, как *Pinus*, *Picea*, *Populus*, *Alnus* и *Betula*, представители которых в настоящее время широко распространены в северном полушарии, являясь важным элементом современной бореальной флоры, и отсутствуют во флоре тропических, а частично и субтропических стран.

Список семейств и родов древесных пород и кустарников, определенных в олигоценовой флоре

Ginkgoaceae	<i>Carya</i>	<i>Cassia</i>
<i>Ginkgo</i>	Betulaceae	<i>Caesalpinia</i>
Podocarpaceae	<i>Carpinus</i>	Anacardiaceae
<i>Podocarpus</i>	<i>Corylus</i>	<i>Rhus</i>
Taxaceae	<i>Betula</i>	Aquifoliaceae
<i>Dacrydium</i>	<i>Alnus</i>	<i>Ilex</i>
Araucariaceae	Fagaceae	Celastraceae
<i>Agathis</i> (Dammara)	<i>Fagus</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Araucaria</i>	<i>Castanea</i>	Aceraceae
Pinaceae	<i>Quercus</i>	<i>Acer</i>
<i>Pinus</i>	<i>Dryophyllum</i>	Rhamnaceae
<i>Cedrus</i>	Ulmaceae	<i>Rhamnus</i>
<i>Picea</i>	<i>Ulmus</i>	Tiliaceae
<i>Tsuga</i>	<i>Celtis</i>	<i>Tilia</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Zelcova</i>	Combretaceae
<i>Abies</i>	Moraceae	<i>Echitonium</i>
Taxodiaceae	<i>Morus</i>	Myrtaceae
<i>Sequoia</i>	<i>Ficus</i>	<i>Myrtus</i>
<i>Taxodium</i>	Proteaceae	<i>Eucalyptus</i>
<i>Glyptostrobus</i>	<i>Persoonia</i>	Araliaceae
Cupressaceae	<i>Grevillea</i>	<i>Hedera</i>
<i>Frenela</i>	<i>Hakea</i>	<i>Aralia</i>
<i>Libocedrus</i>	<i>Lomatia</i>	Nyssaceae
<i>Thuja</i>	<i>Banksia</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Cupressus</i>	Magnoliaceae	Cornaceae
Palmae	<i>Magnolia</i>	<i>Cornus</i>
<i>Chamaerops</i>	<i>Liriodendron</i>	Ericaceae
<i>Sabal</i>	Lauraceae	<i>Andromeda</i>
Liliaceae	<i>Cinnamomum</i>	Myrsinaceae
<i>Smilax</i>	<i>Persea</i>	<i>Myrsine</i>
Salicaceae	<i>Laurus</i>	Sapotaceae
<i>Populus</i>	<i>Oreodaphne</i>	<i>Bumelia</i>
<i>Salix</i>	<i>Daphnogene</i>	Ebenaceae
Myricaceae	Pittosporaceae	<i>Diospyros</i>
<i>Myrica</i>	<i>Pittosporum</i>	Oleaceae
Juglandaceae	Hamamelidaceae	<i>Fraxinus</i>
<i>Platicarya</i>	<i>Liquidambar</i>	Apocinaceae
<i>Engelhardtia</i>	<i>Hamamelis</i>	<i>Neritium</i>
<i>Pterocarya</i>	Leguminosae	
<i>Juglans</i>	<i>Acacia</i>	

Нижнемиоценовая флора

(аквитанский, бурдигальский и гельветский ярусы, верхний майкоп)

Нижнемиоценовые флоры на Русской равнине до сих пор изучены менее полно, чем олигоценовые, и, что в особенности затрудняет их рассмотрение, датировка ряда этих флор недостаточно надежна. Здесь мы

рассмотрим данные по четырем пунктам: с. Шестеринцы (правобережная Украина), разъезд Пасеково (на юге Средне-Русской возвышенности), бассейн нижнего Дона и район г. Ставрополя (Северный Кавказ).

Ш е с т е р и н ц ы. В районе с. Шестеринцы (около ст. Звенигородка, на юге Киевской области) Н. В. Пименовой (1939а) была описана флора из небольшой линзы бурого угля. Последний здесь залегает в нижней части толщи кварцевых песков, подстилаемых отложениями харьковского яруса и перекрытых горизонтом четвертичных глин и суглинков. Возраст этой флоры Н. В. Пименова определяет как аквитанский, исходя из присутствия в ней многих видов, характерных для этого яруса. Отпечатки листьев на угле и углистой глине позволили определить 34 вида, относящиеся к 18 родам,

<i>Sequoia</i>	<i>Fagus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Quercus</i>	<i>Grewia</i>
<i>Glyptostrobus</i>	<i>Cinnamomum</i>	<i>Mirsine</i>
<i>Populus</i>	<i>Persea</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Myrica</i>	<i>Laurus</i>	<i>Apocynophyllum</i>
<i>Alnus</i>	<i>Acer</i>	<i>Neritium</i>

П а с е к о в о. В районе разъезда Пасеково (на юге Воронежской области) в горизонте кварцевых песков, относимых на основании геологических данных к аквитанскому ярусу, залегают линзы лигнитов и углистых глин. Состав пыльцы и спор в этих образованиях изучался по небольшому числу образцов А. А. Чигурьевой (Баранов, 1954) и Е. Д. Заклинской (1953а). Несмотря на то, что исследования обоих авторов не имели систематического характера, можно думать, что пасековская флора охарактеризована достаточно полно. Объединенный список определенных здесь древесных пород и кустарников включает 50 родов.

<i>Torreya</i>	<i>Juglans</i>	<i>Platanus</i>
<i>Pinus</i>	<i>Carya</i>	<i>Cotinus</i>
<i>Picea</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Rhus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Ostria</i>	<i>Ilex</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Corylus</i>	<i>Acer</i>
<i>Abies</i>	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Alnus</i>	<i>Vitis</i>
<i>Cryptomeria</i>	<i>Fagus</i>	<i>Hedera</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Castanea</i>	<i>Aralia</i>
<i>Libocedrus</i>	<i>Pasania</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Glyptostrobus</i>	<i>Quercus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Cupressus</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Chamaecyparis</i>	<i>Cercidiphyllum</i>	<i>Olea</i>
<i>Myrica</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Platicarya</i>	<i>Laurus</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Engelhardtia</i>	<i>Capparis</i>	<i>Lonicera</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Liquidambar</i>	

Н и ж н и й Д о н. Распространенные в бассейне нижнего Дона майкопские отложения, выделяемые здесь под названием соленовских слоев. но-видимому, соответствуют ольгинской свите (верхний майкоп) Северного Кавказа. Для этих отложений И. М. Покровская (1953) приводит

результаты спорово-пыльцевого анализа, которые указывают на присутствие здесь пыльцы древесных пород и кустарников, относящихся к 32 родам.

<i>Pinus</i>	<i>Juglans</i>	<i>Liriodendron</i>
<i>Larix</i>	<i>Carya</i>	<i>Liquidambar</i>
<i>Picea</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Rhus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ilex</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Betula</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Alnus</i>	<i>Acer</i>
<i>Salix</i>	<i>Fagus</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Myrica</i>	<i>Castanea</i>	<i>Tilia</i>
<i>Platicarya</i>	<i>Quercus</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Engelhardtia</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Magnolia</i>	

Ставрополь. В районе г. Ставрополя в верхнемайкопских отложениях (относимых по фауне фораминифер к ольгинской и рицевской свитам) Е. Д. Заклинская (1953б) обнаружила флору, аналогичную по своему составу флоре соленовских слоев в бассейне нижнего Дона. Ею определено большое количество форм пыльцевых и споровых зерен, в том числе пыльца представителей 26 родов древесных и кустарниковых пород.

<i>Pinus</i>	<i>Platicarya</i>	<i>Celtis</i>
<i>Picea</i>	<i>Engelhardtia</i>	<i>Zelcova</i>
<i>Pseudolarix</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Morus</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Corylus</i>	<i>Magnolia</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Betula</i>	<i>Buxus</i>
<i>Thuja</i>	<i>Alnus</i>	<i>Rhus</i>
<i>Cupressus</i>	<i>Castanea</i>	<i>Tilia</i>
<i>Chamaecyparis</i>	<i>Quercus</i>	<i>Aralia</i>
<i>Juniperus</i>	<i>Ulmus</i>	

Перечисленные нижнемиоценовые флоры, как показывают приведенные выше данные об их возрасте, относятся к различным ярусам. Это обстоятельство, а также различный генезис вмещающих растительные остатки пород (континентальные на севере и морские на юге) и разный характер объектов изучения (листовые отпечатки в западных местонахождениях и пыльца в восточных) затрудняют попытку установления пространственных и возрастных различий нижнемиоценовой флоры на рассматриваемой нами территории. Вместе с тем приходится отметить отсутствие существенных различий в родовом составе флоры четырех приведенных пунктов. Правда, например, в верхнемайкопских отложениях не установлено присутствие представителей восьми родов, отмеченных на правобережной Украине (таких, как *Cinnamotum*, *Persea*, *Mirsine* и др.), однако это может быть связано не только с наличием действительных различий в составе флоры, но и с недостаточной палеоботанической изученностью майкопских отложений. Во всяком случае эти различия не столь велики, чтобы препятствовать рассмотрению флоры аквитанского яруса и верхнемайкопской, как единой нижнемиоценовой флоры.

Объединяя приведенные выше данные по отдельным местонахождениям, мы получаем для характеристики нижнемиоценовой флоры сводный

список, содержащий 70 родов (см. ниже). В этом списке прежде всего бросается в глаза резкое сокращение участия представителей тропических и субтропических родов, игравших значительную роль во флоре олигоцена. Наряду с этим, отчетливо видно увеличение числа родов термофильных листопадных древесных пород, свойственных умеренным широтам Евразии и Америки.

Вместе с тем у нас нет оснований говорить о сколько нибудь значительном обеднении флоры, если об этом можно судить по числу определенных родов: во флоре олигоцена отмечено лишь на девять родов больше, чем во флоре нижнего миоцена.

Список семейств и родов древесных пород и кустарников, определенных с нижнемиоценовой флоре

<i>Taxaceae</i>	<i>Betula</i>	<i>Aquifoliaceae</i>
<i>Torreya</i>	<i>Alnus</i>	<i>Ilex</i>
<i>Pinaceae</i>	<i>Fagaceae</i>	<i>Celastraceae</i>
<i>Pinus</i>	<i>Fagus</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Larix</i>	<i>Castanea</i>	<i>Aceraceae</i>
<i>Picea</i>	<i>Pariana</i>	<i>Acer</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Quercus</i>	<i>Sapindaceae</i>
<i>Pseudolarix</i>	<i>Ulmaceae</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Abies</i>	<i>Celtis</i>	<i>Vitis</i>
<i>Taxodiaceae</i>	<i>Zelkova</i>	<i>Tiliaceae</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Moraceae</i>	<i>Tilia</i>
<i>Cryptomeria</i>	<i>Morus</i>	<i>Grewia</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Trochodendraceae</i>	<i>Araliaceae</i>
<i>Glyptostrobus</i>	<i>Cercidiphyllum</i>	<i>Hedera</i>
<i>Cupressaceae</i>	<i>Magnoliaceae</i>	<i>Aralia</i>
<i>Libocedrus</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Nyssaceae</i>
<i>Thuja</i>	<i>Liriodendron</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Cupressus</i>	<i>Lauraceae</i>	<i>Cornaceae</i>
<i>Chamaecyparis</i>	<i>Cinnamomum</i>	<i>Cornus</i>
<i>Juniperus</i>	<i>Persea</i>	<i>Myrsinaceae</i>
<i>Salicaceae</i>	<i>Laurus</i>	<i>Myrsine</i>
<i>Salix</i>	<i>Capparidaceae</i>	<i>Ebenaceae</i>
<i>Populus</i>	<i>Capparis</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Myricaceae</i>	<i>Hamamelidaceae</i>	<i>Oleaceae</i>
<i>Myrica</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Juglandaceae</i>	<i>Platanaceae</i>	<i>Olea</i>
<i>Platicarya</i>	<i>Platanus</i>	<i>Apocynaceae</i>
<i>Engelhardtia</i>	<i>Buxaceae</i>	<i>Apocynophyllum</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Buxus</i>	<i>Nerium</i>
<i>Juglans</i>	<i>Anacardiaceae</i>	<i>Caprifoliaceae</i>
<i>Carya</i>	<i>Cotinus</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Betulaceae</i>	<i>Rhus</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Carpinus</i>		<i>Lonicera</i>
<i>Ostrya</i>		
<i>Corylus</i>		

Тортонская флора

Для характеристики флоры среднего миоцена (тортонский ярус) мы располагаем данными по чокракским отложениям в районе г. Ставрополя и по караганским отложениям Доно-Сальского междуречья в районе ст. Большая Мартыновка. К тортону, к его верхнему конкскому горизонту, должны быть, по-видимому, отнесены и отложения известного местонахождения миоценовой флоры у с. Александровки на р. Крынке, которые А. Н. Криштофович считал сарматскими. Этот короткий список почти полностью исчерпывает местонахождения среднемиоценовой флоры в южной части Русской равнины. Некоторые данные имеются еще о растительных остатках в конкских отложениях в районе Ростова-на-Дону и ст. Богаевской, но, к сожалению, изучавший их П. И. Дорофеев (Баранов, 1950) обнаружил здесь лишь семена травянистых растений, так что эти материалы не могут быть использованы для нашей цели.

Ставрополь. В районе г. Ставрополя Е. Д. Заклинская (1953б) изучала состав пыльцы и спор в отложениях чокракского горизонта (в нижних горизонтах тортона), датированных Б. П. Жижченко по фауне фораминифер. Здесь ею была определена пыльца 26 родов.

<i>Pinus</i>	<i>Juglans</i>	<i>Morus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Corylus</i>	<i>Liquidambar</i>
<i>Pseudolarix</i>	<i>Betula</i>	<i>Buxus</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Alnus</i>	<i>Rhus</i>
<i>Abies</i>	<i>Fagus</i>	<i>Acer</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Castanea</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Quercus</i>	<i>Tilia</i>
<i>En elhardtia</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Zelcova</i>	

Большая Мартыновка. В районе ст. Большая Мартыновка, в Доно-Сальском междуречье, Е. Н. Ананова (1954) определила состав пыльцы и спор в осадках караганского горизонта, т. е. в отложениях среднего тортона. Эти отложения датируются фауной остракод, а также своим положением: они залегают на слоях с многочисленными раковинами *Opsorhoga* и перекрыты глинами с нижнесарматской фауной моллюсков. По данным, приведенным в работе Е. Н. Анановой, здесь найдена пыльца древесных и кустарниковых пород, относящихся к 19 родам.

<i>Pinus</i>	<i>Betula</i>	<i>Ilex</i>
<i>Picea</i>	<i>Alnus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Quercus</i>	<i>Sterculia</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Juglans</i>	<i>Zelcova</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Carya</i>	<i>Eucommia</i>	<i>Sambucus</i>
	<i>Liquidambar</i>	

Александровка на р. Крынке. Богатейшее местонахождение ископаемой флоры у с. Александровки в течение многих лет изучалось А. Н. Криштофовичем. Отпечатки листьев и семена приурочены здесь к отложениям с фауной морских моллюсков, которая обычно относилась к нижнему сармату. Однако В. П. Колесников (1940) считает, что эта фауна несколько древнее и указывает на принадлежность отложений с. Александровки к конкскому горизонту, т. е. к самым верхним горизон-

там тортона. В последней работе А. Н. Криштофовича (1931) по этой флоре приведен предварительный список определенных видов, включающий 53 названия. Некоторые дополнительные сведения для характеристики александровской флоры дали результаты спорово-пыльцевого анализа, опубликованные А. А. Чигуряевой (1950 и 1956). Объединяя эти данные, мы получаем список 50 родов, определенных во флоре с. Александровки.

<i>Taxus</i>	<i>Alnus</i>	<i>Prunus</i>
<i>Pinus</i>	<i>Fagus</i>	<i>Amelanchier</i>
<i>Picea</i>	<i>Castanea</i>	<i>Cersis</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Quercus</i>	<i>Ailanthus</i>
<i>Abies</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Rhus</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Celtis</i>	<i>Ilex</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Zelcova</i>	<i>Acer</i>
<i>Amesoneuron</i>	<i>Ficus</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Smilax</i>	<i>Cercidiphyllum</i>	<i>Ziziphus</i>
<i>Populus</i>	<i>Eucommia</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Myrica</i>	<i>Liriodendron</i>	<i>Vitis</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Sassafras</i>	<i>Tilia</i>
<i>Juglans</i>	<i>Laurus</i>	<i>Firmiana</i>
<i>Carya</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Cornus</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Parrotia</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Corylus</i>	<i>Platanus</i>	<i>Lonicera</i>
<i>Betula</i>	<i>Crataegus</i>	

Приведенные выше данные по различным горизонтам тортонского яруса позволяют охарактеризовать среднемиоценовую флору юга Русской равнины менее полно, чем флору предыдущих эпох. Все три ископаемые флоры являются разновозрастными (в пределах яруса) и к тому же относятся к юго-восточной части этой территории. Но приведенные палеоботанические материалы, несомненно, дают некоторое общее представление о составе тортонской флоры. Объединяя имеющиеся данные, мы получаем для характеристики флоры тортонского века список, включающий 60 родов. Этот список показывает, что тортонская флора, хотя и представленная менее полно, имеет много общих черт с флорой аквитанского и бурдигальского ярусов нижнего миоцена. Господствующее положение в ней также занимают термофильные листопадные породы, наряду с которыми продолжают сохраняться еще некоторые представители тропических и субтропических родов. Однако разнообразие последних здесь все же несколько меньше, в частности полностью исчезают тропические голосеменные.

Список семейств и родов древесных пород
и кустарников, определенных со флоре
тортонского яруса

Taxaceae	Taxodiaceae	Myricaceae
<i>Taxus</i>	<i>Sequoia</i>	<i>Myrica</i>
Pinaceae	<i>Taxodium</i>	Juglandaceae
<i>Pinus</i>	Liliaceae	<i>Engelhardtia</i>
<i>Picea</i>	<i>Amesoneuron</i>	<i>Pterocarya</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Smilax</i>	<i>Juglans</i>
<i>Pseudolarix</i>	Salicaceae	<i>Carya</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Populus</i>	Betulaceae
<i>Abies</i>	<i>Salix</i>	<i>Carpinus</i>

<i>Corylus</i>	Hamamelidaceae	Sapindaceae
<i>Betula</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Alnus</i>	<i>Parrotia</i>	Rhamnaceae
Fagaceae	Platanaceae	<i>Ziziphus</i>
<i>Fagus</i>	<i>Platanus</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Castanea</i>	Rosaceae	Vitaceae
<i>Quercus</i>	<i>Crataegus</i>	<i>Vitis</i>
Ulmaceae	<i>Prunus</i>	Tiliaceae
<i>Ulmus</i>	<i>Amelanchier</i>	<i>Tilia</i>
<i>Celtis</i>	<i>Cersis</i>	Sterculiaceae
<i>Zelcova</i>	Simarubiaceae	<i>Sterculia</i>
Moraceae	<i>Ailanthus</i>	<i>Firmiana</i>
<i>Morus</i>	Buxaceae	Nyssaceae
<i>Ficus</i>	<i>Buxus</i>	<i>Nyssa</i>
Trochodendraceae	Anacardiaceae	Cornaceae
<i>Cercidiphyllum</i>	<i>Rhus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Eucommia</i>	Aquifoliaceae	Ebenaceae
Magnoliaceae	<i>Ilex</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Liriodendron</i>	Aceraceae	Caprifoliaceae
Lauraceae	<i>Acer</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Sassafras</i>		<i>Sambucus</i>
<i>Laurus</i>		<i>Lonicera</i>

Сарматская флора

Ископаемые флоры сарматского яруса верхнего миоцена довольно широко распространены на юге Русской равнины — в Причерноморье и на Северном Кавказе. Мы остановимся на данных, полученных при изучении наиболее богатых флор, не касаясь тех многочисленных местонахождений, где определено лишь по нескольку видов. Уникальной по своему богатству является изученная Н. В. Пименовой (1954) по листовым отпечаткам флора с. Амвросиевки (Донбасс). Ее существенно дополняет флора г. Каховки, где спорово-пыльцевой анализ нижнесарматских отложений был выполнен Е. Н. Апановой. Значительный интерес представляют также данные Е. Н. Апановой (1952) о пыльцевой флоре с. Демидова на р. Тилигур и данные Е. Д. Заклинской (1953б) о пыльце из сарматских отложений Ставрополя.

А м в р о с и е в к а. Это местонахождение флоры, открытое в 1927 г., частично изучалось А. Н. Криштофовичем и Т. Н. Байковской (1951), но полная обработка его выполнена лишь в 1941 г. Н. В. Пименовой (1954). Отпечатки растительных остатков приурочены здесь к линзам тонкослоистых керамических глин, залегающих в верхних горизонтах мощной толщи кварцевых «полтавских» песков. Последние подстилаются верхне-меловыми мергелями и перекрыты в районе с. Амвросиевки красно-бурыми глинами и лёссовидными суглинками четвертичного возраста. Южнее кровля песков опускается, и здесь на них налегают известняки среднего сармата. Исходя из стратиграфического положения вмещающих слоев и состава амвросиевской флоры, А. Н. Криштофович и Н. В. Пименова относят ее к сармату, считая наиболее вероятным, что она соответствует нижнему горизонту этого яруса.

Тщательное изучение собранных в карьере у с. Амвросиевки материалов позволило Н. В. Пименовой выделить 138 видов, в числе которых имеются представители 57 родов древесных пород и кустарников. А. Н. Криштофович и Т. Н. Байковская, кроме определенных Н. В. Пименовой родов, приводят еще один род (*Firmiana*), так что общий список включает 58 родов.

<i>Populus</i>	<i>Prunus</i>	<i>Parrotia</i>
<i>Salix</i>	<i>Cassia</i>	<i>Rhus</i>
<i>Myrica</i>	<i>Gleditschia</i>	<i>Euonimus</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Sophora</i>	<i>Celastrus</i>
<i>Juglans</i>	<i>Robinia</i>	<i>Acer</i>
<i>Carya</i>	<i>Machaerium</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Anacardium</i>	<i>Ziziphus</i>
<i>Corylus</i>	<i>Cotinus</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Betula</i>	<i>Quercus</i>	<i>Vitis</i>
<i>Alnus</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Sterculia</i>
<i>Fagus</i>	<i>Zelcova</i>	<i>Firmiana</i>
<i>Castanea</i>	<i>Ficus</i>	<i>Daphne</i>
<i>Fothergilla</i>	<i>Cercidiphyllum</i>	<i>Acanthopanax</i>
<i>Spirea</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Alangium</i>
<i>Pirus</i>	<i>Persea</i>	<i>Cornus</i>
<i>Sorbus</i>	<i>Benzoin</i>	<i>Bumelia</i>
<i>Micromeles</i>	<i>Laurus</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Amelanchier</i>	<i>Daphnogene</i>	<i>Rauwolfia</i>
<i>Crataegus</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Apocynophyllum</i>
<i>Rosa</i>		

К а х о в к а. Е. Н. Ананова изучила состав пыльцы и спор в нижне-сарматских отложениях (темноцветные иловатые суглинки и глины), пройденных скважинами в пойме Днепра, несколько ниже г. Каховки. Хотя непосредственно в керне фауна не была обнаружена, однако в соседних районах такие же породы содержат нижнесарматский комплекс фауны, а на коренных склонах долины Днепра их перекрывают датированные фауной среднесарматские глины с прослоями песков (Ананова, 1952). Таким образом, нижнесарматский возраст изученных Е. Н. Анановой отложений устанавливается независимо от флористических данных. Эти породы оказались очень богатыми пылью и спорами, принадлежащими не менее чем 53 видам. В отличие от амвросиевской флоры, здесь обнаружено большое число родов хвойных, однако мы имеем все основания предполагать, что данное явление связано не столько с действительно имевшими место различиями в верхнемиоценовой флоре Донецкого кряжа и южного склона Украинского кристаллического массива, сколько с различным характером исследованных растительных остатков. По данным Е. Н. Анановой, в нижнесарматских отложениях Днепра установлено присутствие 31 рода древесных и кустарниковых пород.

<i>Pinus</i>	<i>Trachycarpus</i>	<i>Betula</i>
<i>Picea</i>	<i>Myrica</i>	<i>Alnus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Fagus</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Juglans</i>	<i>Castanea</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Carya</i>	<i>Quercus</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Gliptostrobus</i>	<i>Corylus</i>	<i>Celtis</i>

<i>Zelcova</i>	<i>Acer</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Parrotia</i>	<i>Sterculia</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Platanus</i>	<i>Eleagnus</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Ilex</i>		

Демидово. Несколько западнее г. Каховки, на р. Тилигул, в районе с. Демидово, Е. Н. Ананова (1954а) изучала состав пыльцы и спор в среднесарматских отложениях, датированных фауной морских моллюсков. Пыльца древесных и кустарниковых пород была обнаружена лишь в небольших количествах. Всего здесь было установлено 11 родов.

<i>Pinus</i>	<i>Carya</i>	<i>Quercus</i>
<i>Salix</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Betula</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Juglans</i>	<i>Alnus</i>	

Ставрополь. Сарматские отложения в Предкавказье (представленные отложениями морских фаций) были изучены Е. Д. Заклинской (1953б) в районе г. Ставрополя. Ею была обнаружена пыльца 25 родов хвойных и листопадных пород, наряду с которыми была отмечена также пыльца вечнозеленых *Magnolia* и *Laurus*.

<i>Pinus</i>	<i>Corylus</i>	<i>Morus</i>
<i>Picea</i>	<i>Betula</i>	<i>Magnolia</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Alnus</i>	<i>Laurus</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Liquidambar</i>
<i>Abies</i>	<i>Juglans</i>	<i>Rhus</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Carya</i>	<i>Acer</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Fagus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Castanea</i>	<i>Nyssa</i>
	<i>Ulmus</i>	

Хотя в данном случае не исключена возможность приноса пыльцы с Кавказа (флора которого в это время уже, по-видимому, довольно значительно отличалась от флоры Русской равнины), присутствие в районе с. Амвросиевки двух видов магнолий и одного вида лавра указывает на то, что представители названных родов являлись довольно обычными и распространенными элементами сарматской флоры на большом пространстве юга Русской равнины.

Как известно, имеются довольно многочисленные указания на то, что физико-географические условия на юге Европейской части нашей страны испытывали в течение сарматского века довольно значительные изменения. В частности, по данным Е. Н. Анановой (1954б), к среднему сармату относится начало остепнения Причерноморья, растительный покров которого в предыдущие эпохи носил в основном лесной характер. Эти явления не находят своего отражения в приведенных выше палеоботанических материалах, по-видимому, в связи с тем, что не только наиболее полно изученная флора с. Амвросиевки и г. Каховки относится к нижнему сармату, но, вероятно, нижнесарматской является и флора Ставрополя. Что же касается несомненно среднесарматской флоры с. Демидова, то опубликованные данные характеризуют ее настолько неполно, что она не может считаться показателем действительно происшедшего в середине сармата обеднения лесной флоры.

Таким образом, достаточно полно охарактеризованной является лишь флора нижнего сармата. Флору с. Амвросиевки хорошо дополняет

флора района Каховки, относящаяся к очень близкому (хотя и несколько отличающемуся по геоморфологическим условиям) району. Полное отсутствие в амвросиевской флоре хвойных, так хорошо представленных в районе г. Каховки, по видимому, должно быть расценено как случайное явление, обусловленное тем, что эта флора изучалась лишь по листовым отпечаткам. В правильности такого толкования нас убеждает факт большого участия хвойных и во флоре сарматских отложений Ставрополя, где к тому же из определенных семи родов *Coniferae* шесть родов являются общими с Каховкой. Суммируя данные по трем перечисленным нижнесарматским флорам, получаем список из 77 родов, представители которых были распространены, вероятно, по всему югу Русской равнины. Этот список показывает, что нижнесарматская флора по составу входящих в нее родов очень близка к тортонской. Несколько большее участие в ней субтропических и тропических родов не вносит принципиальных различий в состав флоры этих ярусов.

*Список семейств и родов древесных пород
и кустарников, определенных во флоре сарматского
яруса*

Pinaceae	<i>Celtis</i>	<i>Sophora</i>
<i>Pinus</i>	<i>Zelcova</i>	<i>Robinia</i>
<i>Picea</i>	Moraceae	<i>Machaerium</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Morus</i>	Anacardiaceae
<i>Abies</i>	<i>Ficus</i>	<i>Anacardium</i>
<i>Keteleeria</i>	Trohodendraceae	<i>Cotinus</i>
Taxodiaceae	<i>Cercidiphyllum</i>	<i>Rhus</i>
<i>Sequoia</i>	Magnoliaceae	Aquifoliaceae
<i>Taxodium</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Ilex</i>
<i>Glyptostrobus</i>	Lauraceae	Celastraceae
Palmae	<i>Persea</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Trachycarpus</i>	<i>Benzoin</i>	<i>Celastrus</i>
Salicaceae	<i>Laurus</i>	Aceraceae
<i>Populus</i>	<i>Daphnogene</i>	<i>Acer</i>
<i>Salix</i>	Hamamelidaceae	Sapindaceae
Myricaceae	<i>Liquidambar</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Myrica</i>	<i>Parrotia</i>	Rhamnaceae
Juglandaceae	<i>Fotergilla</i>	<i>Ziziphus</i>
<i>Pterocarya</i>	Platanaceae	<i>Rhamnus</i>
<i>Juglans</i>	<i>Platanus</i>	Vitaceae
<i>Carya</i>	Rosaceae	<i>Vitis</i>
Betulaceae	<i>Spirea</i>	Tiliaceae
<i>Carpinus</i>	<i>Pyrus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Corylus</i>	<i>Sorbus</i>	Sterculiaceae
<i>Betula</i>	<i>Micromeles</i>	<i>Sterculia</i>
<i>Alnus</i>	<i>Amelanchier</i>	<i>Firmiana</i>
Fagaceae	<i>Crataegus</i>	Thymelaceae
<i>Fagus</i>	<i>Rosa</i>	<i>Daphnae</i>
<i>Castanea</i>	<i>Prunus</i>	Eleagnaceae
<i>Quercus</i>	Leguminosae	<i>Eleagnus</i>
Ulmaceae	<i>Cassia</i>	
<i>Ulmus</i>	<i>Gleditschia</i>	

Araliaceae	Sapotaceae	Apocynaceae
<i>Acanthopanax</i>	<i>Bumelia</i>	<i>Raunwolfia</i>
Nyssaceae	Ebenaceae	<i>Apocynophyllum</i>
<i>Nyssa</i>	<i>Diospyros</i>	Caprifoliaceae
Cornaceae	Oleaceae	<i>Viburnum</i>
<i>Alangium</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Cornus</i>		

Мэотическая флора

Палеоботанические материалы по отложениям мэотического яруса известны лишь по району г. Одессы, где они во многих пунктах изучались А. Н. Криштофовичем (1910, 1912, 1914), П. И. Дорофеевым (1951, 1955а), а также И. П. Вороновой и А. А. Чигурьевой (Баранов, 1954).

Б о л ь ш о й Ф о н т а н. Флора из мэотических отложений в этом пункте наиболее полно изучена. Отложения мэотиса представлены здесь зелеными глинами с прослоями песков, которые в отдельных местах насыщены растительным детритом; в глинах найдена фауна морских моллюсков мэотического яруса. Глины подстилаются верхнесарматскими отложениями (датированными фауной) и перекрыты понтическими известняками, также содержащими типичную фауну моллюсков. Таким образом отложения с флорой, представляющие дельтовую фацию, датируются вполне надежно. П. И. Дорофеев (1955а), изучавший растительные остатки в этом местонахождении, приводит список 78 определенных здесь форм, в котором указано 19 родов древесных и кустарниковых пород.

<i>Pinus</i>	<i>Morus</i>	<i>Acer</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Sinomenium</i>	<i>Vitis</i>
<i>Abies</i>	<i>Liriodendron</i>	<i>Actinidia</i>
<i>Salix</i>	<i>Prunus</i>	<i>Aralia</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Cotoneaster</i>	<i>Cornus</i>
<i>Betula</i>	<i>Rubus</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Alnus</i>		

Сеймены и Марьяновка. В. И. Баранов (1954) в своей сводной работе приводит результаты, полученные Н. И. Вороновой, изучавшей листовые отпечатки в мэотических отложениях, обнажающихся в двух пунктах по Хаджибейскому лиману у с. Сеймены и по Тилигульскому лиману у с. Марьяновки. Эти данные существенно дополняются определениями пыльцы, произведенными А. А. Чигурьевой, и семян, произведенными П. И. Дорофеевым (там же). В этих пунктах установлено присутствие большого числа видов древесных и кустарниковых пород, относящихся к 24 родам.

<i>Pinus</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Rubus</i>
<i>Picea</i>	<i>Betula</i>	<i>Crataegus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Alnus</i>	<i>Prunus</i>
<i>Abies</i>	<i>Quercus</i>	<i>Rhus</i>
<i>Populus</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Vitis</i>
<i>Salix</i>	<i>Zelcova</i>	<i>Tilia</i>
<i>Juglans</i>	<i>Liriodendron</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Carya</i>	<i>Cotoneaster</i>	<i>Sambucus</i>

Объединяя данные всех авторов по мэотису окрестностей г. Одессы, мы получаем для характеристики мэотической флоры юга Русской равнины список, содержащий 30 родов древесных и кустарниковых пород.

*Список семейств и родов древесных пород
и кустарников, определенных по флоре мезотического
яруса*

Pinaceae	Ulmaceae	Aceraceae
<i>Pinus</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Acer</i>
<i>Picea</i>	<i>Zelkova</i>	Vitaceae
<i>Tsuga</i>	Moraceae	<i>Vitis</i>
<i>Abies</i>	<i>Morus</i>	Tiliaceae
Salicaceae	Menispermaceae	<i>Tilia</i>
<i>Populus</i>	<i>Sinomenium</i>	Dilleniaceae
<i>Salix</i>	Magnoliaceae	<i>Actinidia</i>
Juglandaceae	<i>Liriodendron</i>	Araliaceae
<i>Juglans</i>	Rosaceae	<i>Aralia</i>
<i>Carya</i>	<i>Cotoneaster</i>	Cornaceae
Betulaceae	<i>Rubus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Crataegus</i>	Oleaceae
<i>Betula</i>	<i>Prunus</i>	<i>Fraginus</i>
<i>Alnus</i>	Anacardiaceae	Caprifoliaceae
Fagaceae	<i>Rhus</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Quercus</i>		

Поскольку эта флора изучалась различными методами — определялись листовые отпечатки, плоды и семена, а также пыльца, мы имеем основание думать, что приведенными материалами она охарактеризована если не с исчерпывающей, то все же с достаточной полнотой. Поэтому выпадение из ее состава большого числа родов, хорошо представленных в сарматских отложениях, и сильное сокращение общего числа родов (с 79 до 30) мы имеем все основания рассматривать, как указание на действительно происшедшее обеднение лесной флоры.

Флора киммерийского яруса

В противоположность миоценовым отложениям, которые в палеофлористическом отношении в общем хорошо охарактеризованы, плиоценовые отложения южной половины Русской равнины изучены гораздо слабее. Прежде всего приходится отметить пробел в отношении понтического яруса. Для понтического яруса равнинной части Причерноморья имеются лишь очень скудные указания в работе Е. Н. Анановой (1954 б) и затем небольшой список видов, определенных Н. И. Дорофеевым в слоях с *Monodactna pseudocatillus* Barb. из обнажения у оз. Ялпуг в Измаильской области (Дорофеев, 1955б).

Краткие сведения о составе флоры следующего, киммерийского яруса опубликованы в статье А. У. Литвиненко и В. К. Немковой (1956). Авторы приводят результаты определения обломков древесины, спор и пыльцы из глинистых отложений, подстилающих и покрывающих железорудные пласты киммерийского возраста, а также залегающих в этих рудах в виде линз и прослоев. Эти данные приведены в обобщенном виде для всех изученных разрезов, расположенных в северном Приазовье, на Керченском и Таманском полуостровах и в прикубанской низменности. Здесь установлено присутствие 30 родов древесных пород и кустарников¹.

¹ Кроме перечисленных родов, в статье приводятся еще *Cedrus*, *Podocarpaceae* и *Ginkgoaceae* с указанием, что пыльца этих растений могла быть принесена с Кавказа. При отмеченной авторами плохой сохранности пыльцы хвойных определение этих форм вызывает сомнение, так же как и указание на пыльцу *Engelhardtia*.

<i>Pinus</i>	<i>Carya</i>	<i>Zelcova</i>
<i>Picea</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Morus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Corylus</i>	<i>Liquidambar</i>
<i>Abies</i>	<i>Betula</i>	<i>Rhus</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Alnus</i>	<i>Ilex</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Ostrya</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Salix</i>	<i>Fagus</i>	<i>Acer</i>
<i>Myrica</i>	<i>Castanea</i>	<i>Tilia</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Quercus</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Juglans</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Cornus</i>

Возрастным аналогом киммерийских отложений Причерноморья на востоке рассматриваемой нами территории является балаханская толща Прикаспийской низменности, а на северо-востоке к киммерийскому ярусу, по-видимому, следует отнести нижние горизонты пресноводных неогеновых отложений, широко развитых в Среднем Поволжье и в бассейне Камы.

В Среднем Поволжье морские акчагыльские слои подстилаются мощной толщей пресноводных отложений, выделенных А. Н. Мазаровичем в самостоятельный «кинельский горизонт». Не высказываясь определенно о возрасте этого горизонта, А. Н. Мазарович считал, что его следует приравнивать «либо к низам акчагыла, либо к понту» (1936, стр. 513). Е. В. Милановский, производивший исследования в Сызранском Поволжье, сопоставляя развитые здесь подакчагыльские пресноводные отложения с кинельским горизонтом, считал высказанное А. П. Павловым (1925) предположение о их возрасте неправильным. Он пишет «...нет никаких оснований для отнесения голодаевских и кашпирских неогеновых отложений к мзотису. Как мы увидим из дальнейшего рассмотрения, возраст их скорее понтийский, а может быть киммерийский и даже нижнеакчагыльский или весьма близкий к акчагылу» (Милановский, 1935, стр. 195).

А. В. Миртова (1954), уделившая много внимания изучению кайнозойских отложений Заволжья, указывает, что в двух случаях (в Заволжье и на Самарской Луке) констатирован факт перекрытия кинельских отложений без видимого перерыва очень сходными по литологическому составу глинами, содержащими типичную акчагыльскую фауну. Синхронизируя кинельские отложения с балаханской толщей прикаспийского плиоцена¹, А. В. Миртова считает, что накопление их охватывает длительный промежуток времени от середины плиоцена до начала акчагыльской трансгрессии. В этой же статье имеется указание, что куйбышевские геологи считают кинельский горизонт фаціальным замещением акчагыльского яруса.

В отношении возраста болгарской толщи бассейна Камы, т. е. пресноводных отложений, подстилающих морские акчагыльские слои, взгляды геологов также несколько расходятся. Так, П. В. Кирсанов (1948) высказывает мнение, что она не древнее среднего плиоцена и в нижней своей части может быть сопоставлена с кинельскими отложениями Куйбышевского Заволжья, верхняя же ее часть является континентальным апалом лагуно-морских образований акчагыльского яруса. Г. И. Горецкий (1956) всю пресноводную подакчагыльскую толщу в бассейне Камы называет кинельской свитой и относит ее к среднему плиоцену, не связывая с акчагыльским веком.

¹ П. И. Дорофеев (1956б) неправильно излагает представления А. В. Миртовой о возрасте кинельских отложений, явно ошибочно приписывая ей включенную в статью приведенную выше цитату Е. В. Милановского.

Имеющиеся в настоящее время палеоботанические материалы по кинельской и болгарской толщам позволяют считать, что правильной является точка зрения тех исследователей, которые нижнюю часть этих толщ считают возрастным аналогом киммерийских (балаханских) отложений, а верхнюю — актагыльских.

Опубликованные палеоботанические материалы по кинельским отложениям (по-видимому, выделять болгарскую толщу как какое-то самостоятельное образование нет достаточных оснований) имеются в настоящее время по трем пунктам в нижнем течении Камы (в районах Рыбной Слободы, Набережных Челнов и у Камских Полян) и по двум пунктам в районе Куйбышевского водохранилища (у пос. Отважного и в Жигулях).

Р ы б н а я С л о б о д а. В этом пункте кинельские отложения представлены толщей черных и серых тонкослоистых глин с прослоями песков, содержащих линзы растительного детрита. Залегают они на размытой поверхности пермских отложений и перекрыты толщей четвертичных лёссовидных суглинков. В нижних горизонтах глин отмечаются прослои сидеритовых конкреций, содержащих многочисленные отпечатки листьев, глины же и пески богаты пылью и спорами. Эти отложения в течение ряда лет изучались В. И. Барановым (1950 и 1954), а в последнее время нами.

В работах В. И. Баранова приводится список определенных здесь по листовым отпечаткам, пыльце и спорам 69 видов, в основном древесных пород и кустарников, относящихся к 28 родам. В 1955 г. мы произвели дополнительное изучение состава пыли и спор в этом же разрезе. Спорово-пыльцевому анализу подвергались как образцы глин, вмещающих сидеритовые конкреции с отпечатками листьев, так и вышележащие слои. Для возможно более полной характеристики этих отложений в каждом из образцов подсчитывалось значительное количество пыли и спор — от 4000 до 15 000 пыльцевых зерен. Это позволило кроме родов, определенных В. И. Барановым, установить присутствие здесь еще 13 новых родов и подтвердить большинство сделанных ранее определений. Таким образом, в настоящее время для кинельских отложений Рыбной Слободы установлено присутствие 41 рода древесных пород и кустарников.

<i>Taxus</i> *	<i>Carpinus</i>	<i>Cotinus</i> *
<i>Pinus</i>	<i>Ostrya</i> *	<i>Rhus</i>
<i>Larix</i> *	<i>Corylus</i>	<i>Ilex</i>
<i>Picea</i>	<i>Betula</i>	<i>Acer</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Alnus</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Sequoia</i> *	<i>Fagus</i> *	<i>Vitis</i>
<i>Libocedrus</i> *	<i>Castanea</i> *	<i>Tilia</i>
<i>Chamaecyparis</i> *	<i>Quercus</i>	<i>Nyssa</i> *
<i>Populus</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Salix</i>	<i>Zelcova</i>	<i>Arbutus</i> *
<i>Myrica</i>	<i>Menyspermum</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Liquidambar</i> *	<i>Viburnum</i>
<i>Juglans</i>	<i>Sorbus</i>	<i>Lonicera</i>
<i>Carya</i> *	<i>Prunus</i>	

Примечание. Звездочкой отмечены роды, установленные только по нашим определениям.

Н а б е р е ж н ы е Ч е л н ы и К а м с к и е П о л я н ы. Кинельские отложения в этих пунктах изучались Е. Н. Анановой, опубликовавшей обобщенные результаты этих работ без приведения конкретных данных по отдельным разрезам (Ананова, 1956). Мощность изученных отло-

женный здесь весьма значительна (до 90—95 м), и на основании литологических признаков они разделяются Г. И. Горецким (см. Ананова, там же) на три горизонта: шешминский, челнинский и сокольский. По данным спорово-пыльцевого анализа, эти отложения также разделяются на три горизонта, из которых нижний (I комплекс Е. Н. Анановой) соответствует шешминскому горизонту и нижней части челнинского, средний (II комплекс Е. Н. Анановой) — верхней части челнинского горизонта, а верхний (III комплекс Е. Н. Анановой) — сокольскому горизонту.

По флористическому составу первые два комплекса в общем довольно близки друг к другу, а третий сильно отличается резким сокращением числа входящих в него родов за счет выпадения большинства термофильных элементов.

В составе I комплекса Е. Н. Ананова указывает следующие 18 родов древесных пород и кустарников.

<i>Pinus</i>	<i>Sequoia</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Larix</i>	<i>Salix</i>	<i>Liquidambar</i>
<i>Picea</i>	<i>Juglans</i>	<i>Acer</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>
<i>Abies</i>	<i>Alnus</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Keteleeria</i> (?)	<i>Quercus</i>	<i>Lonicera</i>

Во II комплексе количество определенных родов достигает 28.

<i>Pinus</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Juglans</i>	<i>Liquidambar</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Carya</i>	<i>Ilex</i>
<i>Abies</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Corylus</i>	<i>Acer</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>
<i>Taxodium</i>	<i>Alnus</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Sciadopitys</i>	<i>Fagus</i>	<i>Diervilla</i>
<i>Glyptostrobus</i>	<i>Quercus</i>	<i>Lonicera</i>
<i>Salix</i>		

Несмотря на значительные различия в количестве родов, установленных в составе этих комплексов, близость их очевидна. И в том и в другом комплексе отмечены такие характерные роды, как кателеерия, секвойя, орех, ликвидамбар, нисса, и можно думать, что при более детальном изучении отложений различия между ними станут значительно меньше. Составляя списки родов из I и II комплексов с данными по отложениям Рыбной Слободы, нетрудно убедиться в том, что в обоих районах представлен один и тот же флористический комплекс. Имеющиеся между списками различия не носят принципиального характера. К тому же роды, которые, будучи установлены в одном районе, отсутствуют в другом, все без исключения определены по находкам единичных пыльцевых зерен. Это указывает на то, что представители этих рассматриваемых родов не имели широкого повсеместного распространения и находки их пыльцы являются делом случая.

Флора сокольского горизонта Г. И. Горецкого резко отличается от флоры нижних горизонтов киевской толщи. Е. Н. Ананова указывает, что выделенный ею III комплекс, соответствующий сокольскому горизонту, флористически значительно беднее двух предыдущих комплексов и характеризуется присутствием следующих 14 родов древесных пород и кустарников.

<i>Pinus</i>	<i>Betula</i>	<i>Acer</i>
<i>Picea</i>	<i>Alnus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Fagus</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Abies</i>	<i>Quercus</i>	<i>Lonicera</i>
<i>Salix</i>	<i>Ulmus</i>	

Как показывают приведенные в статье Г. И. Горецкого (1956) пыльцевые диаграммы, наличие такого резкого обеднения флоры в верхней части кинельской толщи (в сокольском горизонте и в вышележащем чистопольском, общая мощность которых достигает 60—85 м) устанавливается и по другим скважинам, образцы из которых анализировались И. С. Короткевич и В. В. Зауер. Эти диаграммы показывают, что в более высоких слоях сокольского горизонта и в чистопольском горизонте происходит еще большее обеднение флоры (например, судя по скважине 5178, имеется толщина больше 25 м мощностью, в которой пыльца широколиственных пород вообще отсутствует). В соответствии с этим следует признать неправильным отнесение к сокольскому горизонту, как это делает Г. И. Горецкий (там же), отложений Рыбной Слободы, изучавшихся В. И. Барановым. Как по составу флоры, так и по обилию в этих отложениях пыльцы рода *Pinus*, установленному анализом В. И. Баранова (1950) и нашим (Гричук, 1951), эти отложения могут быть сопоставлены только с теми, которые соответствуют II комплексу Е. И. Апановой (т. е. с верхней частью челябинского горизонта).

На основании палеоботанических материалов, приведенных Е. И. Апановой (1956) и Г. И. Горецким (1956), верхнюю часть кинельской толщи в бассейне Камы (выделяемую Г. И. Горецким как сокольский и чистопольский горизонты) следует сопоставлять с акчагыльским ярусом, палеоботанические данные по которому будут приведены ниже.

Ж и г у л и. В последнее время М. И. Грищенко и Е. И. Глуценко (1956) опубликовали краткие результаты спорово-пыльцевых анализов кинельских отложений на северном склоне Жигулевской возвышенности. Приведенные ими данные относятся к разрезам двух скважин и характеризуют толщину кинельских глин значительной мощности (30 и 50 м). Состав спорово-пыльцевых спектров указывает на господство хвойных лесов в течение всего времени накопления этих отложений. При общем неизменном характере флоры состав преобладающих лесообразующих пород несколько изменялся. В эпоху отложения нижнего горизонта господствующее положение занимали сосновые леса с примесью различных широколиственных пород, во время образования среднего горизонта — леса из елей и пихты и с начала накопления верхнего горизонта — сосновые леса с лиственными породами. В этих отложениях обнаружена пыльца 20 древесных пород и кустарников¹.

<i>Pinus</i>	<i>Salix</i>	<i>Fagus</i>
<i>Larix</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Juglans</i>	<i>Rhus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Carya</i>	<i>Ilex</i>
<i>Abies</i>	<i>Corylus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Keteleeria</i>	<i>Betula</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Quercus</i>	<i>Alnus</i>	

¹ В статье М. И. Грищенко и Е. И. Глуценко (1956) указывается на присутствие пыльцы еще таких родов, как *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Cedrus*. Можно не сомневаться, что пыльца этих родов находится здесь во вторичном залегании (перетолжена из палеогеновых отложений).

Поселок Отважный. В кинельских темноцветных глинах в районе этого поселка (северный склон Жигулевской возвышенности) П. И. Дорофеев (1956б) в нескольких образцах, относящихся к слоям, лежащим в интервале глубин от 45 до 85 м¹, определил небольшое количество семян, в том числе древесных и кустарниковых пород, относящихся к 8 родам.

<i>Picea</i>	<i>Morus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Rubus</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Betula</i>	<i>Staphylea</i>	

Е. Н. Апанова (1954б) приводит в своей работе по истории степной растительности результаты определений пыльцы и спор в кинельских отложениях в районе Куйбышевского водохранилища без точного указания пункта, к которому эти данные относятся. Ею было определено 10 родов.

<i>Pinus</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Fagus</i>
<i>Picea</i>	<i>Juglans</i>	<i>Ilex</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Carya</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Sequoia</i>		

В настоящее время, когда нет опубликованных работ по стратиграфии кинельской толщи Куйбышевского Поволжья, трудно судить о том, насколько полно она охарактеризована приведенными данными. Этот вопрос возникает потому, что в некоторых пунктах мощность кинельских глин превышает 200 м, в то время как в разрезах скважин, диаграммы которых приведены в статье М. Н. Грищенко и Е. И. Глуценко (1956), их мощность составляет всего 30—50 м. Здесь могут иметь значение два обстоятельства. Отмеченные большие мощности кинельских отложений относятся к небольшим участкам с особенно благоприятными условиями седиментации, обычно же их мощность значительно меньше (Миртова, 1954). Кроме того, сопоставление диаграмм по Самарской Луке (Грищенко и Глуценко, 1956) с диаграммами разрезов по Каме (Горецкий, 1956) показывает, что первые характеризуют слой еще более древние, чем шешминский горизонт, составляющий основание кинельской толщи на Каме. Все это позволяет считать, что приведенные выше палеоботанические материалы, если не с исчерпывающей, то все же с достаточной для наших целей полнотой, дают представление о флоре в эпоху накопления предкачагильской части кинельской толщи.

Сопоставляя приведенные выше списки родов, определенных в кинельских отложениях, с данными по киммерийским отложениям Приазовья, нетрудно убедиться в полной идентичности этих флор. Все 30 родов, установленные для киммерийского яруса А. У. Литвиненко и В. К. Немковой, присутствуют и в предкачагильских пресноводных образованиях Среднего Поволжья и Камы.

Различия отмечаются лишь в количественных соотношениях: в Поволжье господствующее положение занимает пыльца хвойных пород, а в Приазовье — лиственных. Но, как отмечается в работе А. У. Литвиненко и В. К. Немковой (1956), и в Приазовье прослеживается некоторое повышение содержания пыльцы хвойных пород в отложениях из северной части

¹ П. И. Дорофеев (1956б) отмечает, что работавшая одновременно с ним А. В. Миртова считала эти отложения типично кинельскими.

исследованного ими района. Таким образом, очевидно, что в данном случае мы имеем дело с отражением в спорово-пыльцевых спектрах зональной структуры растительного покрова.

Сопоставление флоры кинельских слоев с флорой мэотических отложений показывает, что, несмотря на явное сходство этих флор, здесь имеются и известные различия. Хотя мэотическая флора изучена еще очень недостаточно — в ней установлено присутствие лишь 30 родов — все же в ее составе есть представители четырех родов, не найденных в кинельских отложениях: *Sinomenium*, *Liriodendron*, *Actinidia* и *Aralia*. Указанная особенность не может быть объяснена различием в географическом положении территорий, откуда происходят эти флоры, так как перечисленные роды отсутствуют и во флоре киммерийских глин Приазовья и Таманского полуострова, т. е. в районах, очень близких от района Одессы. Отсюда следует, что попытки синхронизации кинельских отложений с мэотическим ярусом, против чего на основании геологических данных возражал Е. В. Милановский (1935), встречают противоречие и в палеоботанических материалах.

Все это дает нам основание относить доакчагыльские пресноводные отложения Поволжья и Камы к киммерийскому ярусу плиоцена. Объединяя все приведенные выше данные, получаем для флоры киммерийской эпохи список, включающий 52 рода.

Список семейств и родов древесных пород
и кустарников, определенных во флоре киммерийского
яруса

Taxaceae	<i>Ostrya</i>	Celastraceae
<i>Taxus</i>	<i>Corylus</i>	<i>Euonymus</i>
Pinaceae	<i>Betula</i>	Staphyleaceae
<i>Pinus</i>	<i>Alnus</i>	<i>Staphylea</i>
<i>Abies</i>	Fagaceae	Aceraceae
<i>Larix</i>	<i>Fagus</i>	<i>Acer</i>
<i>Picea</i>	<i>Castanea</i>	Rhamnaceae
<i>Tsuga</i>	<i>Quercus</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Keteleeria</i>	Ulmaceae	Vitaceae
Taxodiaceae	<i>Ulmus</i>	<i>Vitis</i>
<i>Sequoia</i>	<i>Zelcova</i>	Tiliaceae
<i>Taxodium</i>	Moraceae	<i>Tilia</i>
<i>Sciadopitys</i>	<i>Morus</i>	Nyssaceae
<i>Glyptostrobus</i>	Menispermaceae	<i>Nyssa</i>
Cupressaceae	<i>Menispermum</i>	Cornaceae
<i>Libocedrus</i>	Hamamelidaceae	<i>Cornus</i>
<i>Chamaecyparis</i>	<i>Liquidambar</i>	Ericaceae
Salicaceae	Rosaceae	<i>Arbutus</i>
<i>Populus</i>	<i>Sorbus</i>	Oleaceae
<i>Salix</i>	<i>Rubus</i>	<i>Fraginus</i>
Myricaceae	<i>Prunus</i>	Caprifoliaceae
<i>Myrica</i>	Anacardiaceae	<i>Sambucus</i>
Juglandaceae	<i>Cotinus</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Rhus</i>	<i>Lonicera</i>
<i>Juglans</i>	Aquifoliaceae	<i>Diervilla</i>
<i>Carya</i>	<i>Ilex</i>	
Betulaceae		
<i>Carpinus</i>		

Как уже отмечалось, флора киммерийского века наряду с некоторыми различиями, имеет и много общих черт с флорой мэотиса. Общим и характерным для этих флор является:

1) присутствие термофильных видов, относящихся к значительно меньшему, чем в сармате, числу родов;

2) сравнительно большая роль родов, входящих в современную флору Русской равнины;

3) полное отсутствие вечнозеленых форм, представлявших хотя и небольшую, но все же заметную часть флоры предшествовавшего сарматского века.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что хотя флора киммерийского яруса может считаться изученной сравнительно полно, в ней отмечено лишь 52 рода древесных пород и кустарников. Это определенно подтверждает, что отмеченное выше резкое уменьшение числа родов при переходе от сармата к мэотису представляет собой не какое-то случайное явление, а отражает действительно происшедшее в то время обеднение лесной флоры Русской равнины. Очевидно, здесь мы имеем отражение общего изменения физико-географических условий, поскольку приблизительно к этому же рубежу относится и начало настоящего остепнения Причерноморья (Ананова, 1954б).

Флора акчагыльского яруса

Для характеристики флоры акчагыльских отложений мы в настоящее время располагаем палеоботаническими данными из трех пунктов в Среднем Поволжье (в окрестностях с. Подвалье, с. Ново-Рачейки и с. Челно-Вершины) и из одного пункта на крайнем юго-востоке Русской равнины (в районе г. Уральска). Кроме того, некоторые отрывочные данные есть и по акчагыльским отложениям Саратовского Заволжья. Для синхронных акчагылю отложений куяльницкого горизонта Причерноморья данных пока нет.

Подвалье. Е. Н. Ананова (1954а) приводит довольно подробно результат произведенных ею определений пыльцы и спор в акчагыльских отложениях из разреза у колхоза Красный хутор, в районе с. Подвалье. Здесь — на правом берегу Волги — акчагыльские слои представлены тонкими горизонтально-слоистыми темно-серыми глинами, лежащими на размытой поверхности верхнемеловых осадков. В пяти образцах, взятых из верхней части акчагыльской толщи, были определены около 50 видов цветковых и споровых растений, в том числе древесные и кустарниковые породы, относящиеся к 15 родам.

<i>Pinus</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Corylus</i>	<i>Euonimus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>
<i>Abies</i>	<i>Alnus</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Quercus</i>	<i>Lonicera</i>

Ново-Рачейка. Акчагыльские отложения у с. Ново-Рачейки, описанные в работах А. П. Павлова (1925) и Е. В. Милановского (1935), частично изучались П. А. Никитиным (1933), отметившим в них наличие пыльцы хвойных пород. В 1955 г. мы произвели определения пыльцы и спор в обнажающихся на склонах Студенецкого оврага темно-серых тонкослоистых глинах с акчагыльской морской фауной (*Cardium dombra* Andrus и др.). В этих глинах, обильных отпечатками листьев, хитиновыми

остатками насекомых и скелетами мелких рыб, было найдено много пыльцы и спор. Анализ восьми образцов показал присутствие здесь 13 родов древесных пород и кустарников.

<i>Pinus</i>	<i>Chamaecyparis</i>	<i>Alnus</i>
<i>Larix</i>	<i>Juglans</i>	<i>Quercus</i>
<i>Picea</i>	<i>Carya</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Betula</i>	<i>Menyspermum</i>
<i>Abies</i>		

Ч е л н о-В е р ш и н ы. В этом пункте, у восточной границы распространения акчагыльской трансгрессии, акчагыльские отложения представлены зеленовато-серыми плотными глинами и мелкозернистыми песками, содержащими фауну морских акчагыльских моллюсков. Подстилаются они типичными кинельскими глинами и перекрыты толщей лёссовидных суглинков. Произведенный нами спорово-пыльцевой анализ показал наличие здесь флоры, очень близкой к флоре описанных выше разрезов и представленной 14 родами древесных пород и кустарников.

<i>Pinus</i>	<i>Chamaecyparis</i>	<i>Quercus</i>
<i>Larix</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Ilex</i>
<i>Picea</i>	<i>Juglans</i>	<i>Tilia</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Abies</i>	<i>Corylus</i>	

У р а л ь с к. Для акчагыльских отложений на северо-востоке Прикаспийской низменности известны палеоботанические данные Е. Н. Анановой (1954б), занимавшейся изучением акчагыла в районе севернее г. Уральска. По ее данным, здесь присутствует пыльца 9 родов древесных пород.

<i>Pinus</i>	<i>Betula</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Alnus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Quercus</i>	<i>Morus</i>

Очень коротко палеоботанические данные по акчагыльским отложениям Саратовского Заволжья и северной части Прикаспийской низменности приведены в статье А. В. Вострякова, И. В. Мизинова, А. И. Москвитина и А. А. Чигуряевой (1955). Указывая, что акчагыльские отложения подразделяются здесь на три горизонта, авторы отмечают исключительную систематическую бедность флоры континентальной толщи, разделяющей осадки нижне- и верхнеакчагыльской трансгрессий. Здесь встречается пыльца только 6 родов древесных пород: *Pinus*, *Picea*, *Tsuga*, *Abies*, *Betula* и *Tilia*. Пыльца других теплолюбивых пород в этих отложениях нигде не встречалась.

Суммируя все приведенные выше определения, мы видим, что в восточной части рассматриваемой нами территории Русской равнины акчагыльская флора представлена сравнительно однообразно и характеризуется древесными породами и кустарниками, относящимися к 23 родам.

С п и с о к с е м е й с т в и р о д о в д р е с е с н ы х п о р о д и к у с т а р н и к о в, о п р е д е л е н н ы х в о ф л о р е а к ч а г ы л ь с к о г о я р ы с а

Pinaceae	<i>Tsuga</i>	Juglandaceae
<i>Pinus</i>	<i>Abies</i>	<i>Pterocarya</i>
<i>Larix</i>	Cupressaceae	<i>Juglans</i>
<i>Picea</i>	<i>Chamaecyparis</i>	<i>Carya</i>

Betulaceae	Ulmaceae	Celastraceae
<i>Carpinus</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Euonymus</i>
<i>Corylus</i>	Moraceae	Tiliaceae
<i>Betula</i>	<i>Morus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Alnus</i>	Menispermaceae	Caprifoliaceae
Fagaceae	<i>Menispermum</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Quercus</i>	Aquifoliaceae	<i>Sambucus</i>
	<i>Ilex</i>	<i>Lonicera</i>

Естественно возникает вопрос о том, насколько полно эти данные отражают состав акчагыльской флоры, и имеем ли мы основание относить полученную характеристику ко всему акчагыльскому веку. Этот вопрос возникает потому, что акчагыльская трансгрессия (в Нижнем Поволжье, по-видимому, имели место две трансгрессивные фазы и одна регрессивная) охватывала, несомненно, значительный отрезок времени, и отложения этого яруса достигают в Прикаспийской низменности значительной мощности. Вполне определенно ответить на этот вопрос в настоящее время несколько затруднительно, так как здесь можно опираться лишь на некоторые косвенные данные и соображения. По-видимому, мы можем довольно уверенно полагать, что приведенные данные по Среднему Поволжью характеризуют флору в эпоху максимального распространения акчагыльской трансгрессии достаточно полно, во всяком случае, без существенных пропусков. Хотя в каждом из трех указанных пунктов анализировались в общем небольшие серии образцов, в Ново-Рачейке они относятся к нижней части акчагыльской толщи, в Челно-Вершинах — к ее средней части, в Подвалье же, судя по указаниям Е. П. Анановой (1954a), — к верхней. То, что во всех трех пунктах состав флоры оказался в общем довольно близким, мы можем расценивать как указание на сравнительное постоянство флоры в продолжение накопления всей толщи акчагыльских осадков в Среднем Поволжье. Это и дает основание для высказанного выше утверждения.

Менее определенно можно решить вопрос о том, характерна ли такая сравнительно обедненная флора для всего акчагыльского века. Хотя полный разрез акчагыла в палеоботаническом отношении еще никем не изучался (во всяком случае, у нас нет сведений о подобного рода работах), то обстоятельство, что данные по всем известным находкам флоры как в Заволжье и в Прикаспийской низменности, так и на Апшеронском п-ове и в Закавказье дают сходные результаты, позволяют утверждать, что в течение если и не всего, то по крайней мере большей части акчагыльского века имело место действительное обеднение флоры (по сравнению с флорой предшествовавшей эпохи). Это обеднение произошло преимущественно за счет выпадения большого числа теплолюбивых форм, в основном наиболее требовательных к равномерному распределению тепла в течение года.

Флора апшеронского яруса

Палеоботанические данные по апшеронским отложениям до сих пор очень ограничены и относятся лишь к северо-западной части Прикаспийской низменности, где они были изучены в трех точках: на юге Сарпинской низменности, затем у Фурманова и в районе оз. Эльтон. По-видимому, к апшерону должны быть отнесены и нагавские глины в долине нижнего Дона, включающие фауну пресноводных моллюсков левантинского облика. В. П. Баранов (1954) приводит данные о флоре этих глин, изученной

Н. П. Дорофеевым по образцам из разреза у урочища Матанов Сад. Сюда должны быть отнесены также верхнеергенинские отложения в районе Сталинграда (балка Татаркина) и песчано-глинистые озерные отложения, перекрывающие акчагыл в районе Куйбышевского водохранилища. Данные о черноморских эквивалентах апшеронского горизонта до сих пор не опубликованы.

С а р п и н с к а я н и з м е н н о с т ь. Апшеронские отложения в южной части Сарпинской низменности, датированные по фауне морских моллюсков, были изучены З. П. Губониной (1954). В одном из пунктов, недалеко от уступа Ергенинской возвышенности, ею было установлено присутствие пыльцы древесных пород и кустарников, относящихся к 11 родам.

<i>Pinus</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Quercus</i>
<i>Picea</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Juglans</i>	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>
<i>Coryu</i>	<i>Alnus</i>	

З. П. Губоина отмечает во многих образцах этих отложений присутствие пыльцевых зерен, определенных ею как *Taxodium*. Аналогичные сферические пыльцевые зерна с прямо или косо направленной папиллей изредка единично отмечались по анализам 1951—1952 гг. и в других разрезах апшеронских отложений Прикаспийской низменности (Гричук, 1954). Определения этих пыльцевых зерен были произведены по описаниям В. В. Зауэр (1954) и были отнесены к родам *Taxodium* и *Sequoia*. Однако при выполненном впоследствии повторном просмотре части материалов по Прикаспийской низменности, при котором производилось сопоставление с эталонными препаратами пыльцы *Taxodium distichum* (L.) Rich., *T. ascendens* Brongn. и *Sequoia sempervirens* Endl., пыльцевых зерен, которые можно было бы отнести к этим двум родам, не удалось найти. Все те сходные по форме пыльцевые зерна, которые были встречены, следует отнести к каким-то другим родам из семейства Taxodiaceae или Cupressaceae.

Кроме того, до сих пор остается неясным вопрос, не являются ли эти пыльцевые зерна переотложенными из майкопских отложений. Дело в том, что в районе Сталинграда на сравнительно большой высоте залегают майкопские отложения очень богатые пылью и спорами и с высоким содержанием (до 60%) пыльцы, обычно определяемой как пыльца *Taxodium*. Факт присутствия этой пыльцы в переотложенном состоянии в хазарских отложениях установлен З. П. Губониной (1954). Поэтому не исключено, что и в остальных случаях спорадически встречающиеся пыльцевые зерна *Taxodium* являются переотложенными. Так как морфологические особенности пыльцы таксодиевых таковы, что не позволяют уверенно судить о том, насколько их минерализация отличается от степени минерализации пыльцы, синхронной вмещающему их осадку, то вопрос о том, входили ли в состав апшеронской флоры таксодиум и секвой или какие-то другие роды из семейств Taxodiaceae или Cupressaceae, имеющих морфологически сходную пыльцу, приходится оставить открытым.

Ф у р м а н о в о. В районе Фурманова апшеронские отложения были вскрыты одной из скважин. Возраст их определяется находкой в керне морской апшеронской фауны (*Apscheronia propinqua* Eichw. и др.) и залегающим под нижнебакинскими отложениями.

Спорово-пыльцевой анализ значительной толщи этих отложений показал присутствие здесь 10 родов древесных и кустарниковых пород (Гричук, 1954).

<i>Pinus</i>	<i>Tsuga</i>	<i>Alnus</i>
<i>Larix</i> (?)	<i>Corylus</i>	<i>Quercus</i>
<i>Picea</i>	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>
<i>Abies</i>		

Э л ь т о н. В районе оз. Эльтон скважинами была вскрыта довольно мощная толща пресноводных, преимущественно глинистых осадков, не-
рекрытых песками хазарского горизонта. Эти отложения по флористиче-
ским данным были отнесены к ашшерону (Гричук, 1954). В них была обна-
ружена пыльца 13 родов древесных пород и кустарников.

<i>Pinus</i>	<i>Betula</i>	<i>Carpinus</i>
<i>Picea</i>	<i>Alnus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Ilex</i>
<i>Abies</i>	<i>Juglans</i>	<i>Tilia</i>
<i>Corylus</i>		

М а т а н о в С а д. Эквивалентом ашшеронского горизонта в долине
нижнего Дона могут считаться нагавские глины, пресноводная фауна кото-
рых изучалась В. В. Богачевым, Г. И. Поповым и рядом других специали-
стов. Этими исследователями была установлена близость ее к левантинской
фауне центральной Европы, что дает основание для приведенной выше
датировки. Флора этих отложений по разрезу у урочища Матанов Сад
изучалась П. И. Дорофеевым, данные которого приводит В. И. Баранов
(1954). Здесь было определено по плодам и семенам 92 вида преимущест-
венно травянистых растений, а также небольшое число видов древесных
пород и кустарников, относящихся к 7 родам.

<i>Salix</i>	<i>Rubus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Betula</i>	<i>Vitis</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Morus</i>		

Б а л к а Т а т а р к и н а. Многочисленные балки, прорезающие
правый склон волжской долины выше Сталинграда, во многих местах
вскрывают верхнеергенинские отложения.

Эти отложения, представленные различными глинисто-песчанистыми
породами, часто с растительными остатками, заполняют древние эрозий-
ные ложбины, врезанные в нижнеергенинские пески. Возраст верхнеер-
генинских отложений до сих пор точно не установлен, но по условиям
залегания их обычно датируют ашшероном. Какие-либо данные, которые
заставили бы усомниться в правильности такой датировки, до сих пор не
известны. Состав пыльцы и спор в этих отложениях был определен
в образцах из разреза в верховьях балки Татаркиной (Гричук, 1954).
Здесь было установлено наличие спорово-пыльцевых спектров лесного
типа с участием пыльцы 18 родов древесных и кустарниковых пород.

<i>Pinus</i>	<i>Juglans</i>	<i>Fagus</i>
<i>Picea</i>	<i>Carya</i>	<i>Quercus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Abies</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ilex</i>
<i>Salix</i>	<i>Betula</i>	<i>Acer</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Alnus</i>	<i>Tilia</i>

Но-видимому, флора балки Татаркиной характеризует флору наибо-
лее теплого времени ашшеронского века, судя по тому, что здесь

в верхних горизонтах сумма пылицы широколиственных пород достигает 27—30 %, тогда как во всех остальных разрезах ее содержание не превышает нескольких процентов. В соответствии с этим флора балки Татаркиной сравнительно с аншеронской флорой из других пунктов наиболее богата. Однако какие-либо новые роды теплолюбивых пород, за исключением бука и клена, здесь не были обнаружены. Интересно отметить, что, несмотря на большую роль в формировании растительного покрова теплолюбивых древесных пород, в систематическом отношении флора верхнеергенинских отложений балки Татаркиной оказывается несколько не богаче флоры акчагыльского века.

К у й б ы ш е в с к о е в о д о х р а н и л и щ е. Для распространения в районе Куйбышевского водохранилища пресноводных отложений домашкинской серии, являющихся континентальными аналогами аншерона, очень скудные палеоботанические данные приводит Е. Н. Анапова (19546), которая нашла в этих отложениях пыльцу древесных пород, относящихся к 7 родам.

<i>Pinus</i>	<i>Alnus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Quercus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Betula</i>		

Перечисленными данными из шести пунктов исчерпываются все имеющиеся в литературе палеоботанические материалы по аншеронским отложениям.

В этом случае, так же как и в отношении флоры акчагыла, возникает вопрос, можно ли считать, что эти данные в какой то мере характеризуют состав флоры всего аншеронского века, если ли в одном из перечисленных пунктов не была охарактеризована полная серия соответствующих осадков. Нам представляется, что и в данном случае можно ответить положительно, если, конечно, иметь в виду лишь самую общую характеристику. Прежде всего у нас нет никаких оснований полагать, что изученные во всех пунктах образцы относятся к какому-то одному горизонту аншерона. Наоборот, то обстоятельство, что в палеоботанических материалах нашли свое отражение как теплые, так и холодные фазы этого времени, является указанием на принадлежность их к различным стратиграфическим горизонтам. Вместе с тем, во всех шести пунктах мы встречаем флору, в общем близкую по своему характеру, хотя и несколько разного состава. Таким образом, имеется достаточно оснований считать, что, объединив флористические данные по всем перечисленным местонахождениям, мы получим хотя и не дифференцированную, но все же более или менее полную характеристику флоры аншеронского века в целом (включая и его теплые фазы).

Объединяя все приведенные выше списки, мы получаем для характеристики родового состава древесных и кустарниковых пород аншеронской флоры общий перечень из 23 родов.

Приведенные выше данные показывают, что флора аншеронских отложений очень сходна с флорой акчагыла, отличаясь от нее отсутствием лишь двух родов: *Chamaecyparis* и *Menispermum*. Присутствие в аншеронской флоре винограда, представленного тремя видами (урочище Матанов Сад) и бука (балка Татаркина), не нарушает отмеченного сходства, тем более что отсутствие этих родов во флоре акчагыла, вне всякого сомнения, связано лишь с ее недостаточной изученностью.

*Список семейств и родов древесных пород
и кустарников, определенных во флоре апшеронского
яруса*

<i>Pinaceae</i>	<i>Corylus</i>	<i>Aquifoliaceae</i>
<i>Pinus</i>	<i>Betula</i>	<i>Ilex</i>
<i>Picea</i>	<i>Alnus</i>	<i>Aceraceae</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Fagaceae</i>	<i>Acer</i>
<i>Abies</i>	<i>Fagus</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Salicaceae</i>	<i>Quercus</i>	<i>Vitis</i>
<i>Salix</i>	<i>Ulmaceae</i>	<i>Tiliaceae</i>
<i>Juglandaceae</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Pterocarya</i>	<i>Moraceae</i>	<i>Cornaceae</i>
<i>Juglans</i>	<i>Morus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Carya</i>	<i>Rosaceae</i>	<i>Caprifoliaceae</i>
<i>Betulaceae</i>	<i>Rubus</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Carpinus</i>		

Флора бакинского яруса

Палеоботанические данные по бакинским отложениям известны лишь по четырем пунктам и в северо-западной части Прикаспийской низменности: у с. Черный Яр, в районе оз. Баскунчак, у Фурманова и пос. Кзыл-Сарай. В работе П. А. Шикитина (1933) приводятся результаты определения семян еще из нескольких пунктов, но так как принадлежность отложений, из которых были взяты образцы, именно к бакинскому горизонту вызывает известные сомнения, то мы здесь их приводить не будем (тем более что пыльца древесных пород в них почти полностью отсутствует).

Черный Яр. Обнажение бакинских слоев у с. Черный Яр широко известно в литературе, так как является единственным выходом нижнебакинских отложений на нижней Волге. Обнажающиеся в основании берегового обрыва плотные черные глины содержат прослой раковин морских моллюсков, позволяющих датировать эти глины как нижнебакинские. Определение пыльцы и спор в глинах, выполненное нами (Гричук, 1954), показало присутствие 12 родов древесных пород и кустарников.

<i>Pinus</i>	<i>Pterocarya</i>	<i>Alnus</i>
<i>Picea</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Quercus</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Abies</i>	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>

Баскунчак. На восточном берегу оз. Баскунчак известны выходы бакинских отложений, которые П. А. Православцев (1908) на основании обнаруженной в них фауны считает верхнебакинскими. В этих отложениях (исследован только один образец) была найдена пыльца древесных пород, относящихся к 10 родам.

<i>Pinus</i>	<i>Betula</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Alnus</i>	<i>Acer</i>
<i>Tsuga</i>	<i>Quercus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Carpinus</i>		

Фурманово и Кзыл-Сарай. Бакинские отложения, представленные плотными черными глинами, были в этих пунктах вскрыты скважинами. Возраст их определяется находками фауны и залеганием под типичными хазарскими песками. В районе Фурманова они подстилаются

фаунистически охарактеризованным апшероном. Спорово-пыльцевой анализ отложений в обоих пунктах (Гричук, 1954) показал присутствие пыльцы 9 родов древесных пород и кустарников

<i>Pinus</i>	<i>Juglans</i>	<i>Betula</i>
<i>Picea</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Alnus</i>
<i>Abies</i>	<i>Corylus</i>	<i>Tilia</i>

Приведенные данные, хотя и относятся к общим стратиграфическим горизонтам бакинских слоев, конечно, очень отрывочны и дают лишь приближенное представление о флоре бакинского века. Однако то обстоятельство, что при дальнейшем изучении бакинских отложений, вскрытых скважинами в районе Сталинграда и ниже по Волге, пыльца представителей других родов древесных и кустарниковых пород нигде не была обнаружена, является некоторым подтверждением того, что бакинская флора охарактеризована приведенными данными без существенных пропусков. Суммируя их, мы видим, что в составе этой флоры отмечено присутствие представителей лишь 15 родов древесных и кустарниковых пород. Несмотря на небольшое число установленных родов, все же можно отметить большую близость ее к апшеронской флоре. В этом отношении очень существенно присутствие в составе бакинской флоры таких родов, как *Tsuga*, *Pterocarya* и *Juglans*.

*Список семейств и родов древесных пород
и кустарников, определенных со флоре бакинского
яруса*

Pinaceae	<i>Juglans</i>	Ulmaceae
<i>Pinus</i>	Betulaceae	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Carpinus</i>	Aceraceae
<i>Tsuga</i>	<i>Corylus</i>	<i>Acer</i>
<i>Abies</i>	<i>Betula</i>	Tiliaceae
Salicaceae	<i>Alnus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Salix</i>	Fagaceae	
Juglandaceae	<i>Quercus</i>	
<i>Pterocarya</i>		

Флора окско-днепровских межледниковых отложений

Палеоботанические материалы по всем описанным выше стратиграфическим горизонтам относятся к слоям, возраст которых устанавливался преимущественно по фауне (в большинстве случаев морских моллюсков и реже — фораминифер). Исключением являются лишь олигоценые и нижнемiocеновые отложения, возраст которых был определен по флористическим данным.

Типичные для теплых эпох среднего и верхнего плейстоцена лесные флоры среди морских отложений нам до сих пор не известны. Наряду с этим они достаточно часто встречаются и сравнительно хорошо изучены в более северных частях рассматриваемой нами территории, в пределах ее ледниковой области. Эти флоры, как правило, приурочены к озерно-болотным отложениям, стратиграфическое положение которых во многих случаях может быть установлено путем определения их залегания по отношению к мореным горизонтам.

В настоящее время отложения, лежащие стратиграфически ниже морены максимального оледенения и подстилаемые мореной (или синхронными ей образованиями) окского оледенения, обычно относят к среднему плей

стоцену, к его окско-днепровской межледниковой эпохе; отложения же, залегающие стратиграфически выше морены максимального оледенения и перекрытые мореной следующего оледенения (или синхронными ей осадками), — к верхнему плейстоцену, к его днепровско-валдайской межледниковой эпохе. Поскольку флоры, относящиеся к этим двум стратиграфически разновозрастным толщам озерно-болотных отложений, достаточно различаются по своему составу, имеются все основания соглашаться с таким разграничением их по чисто геологическим данным.

Флора окско-днепровских отложений в пределах той части Русской равнины, которую мы рассматриваем в настоящей работе, более или менее полно охарактеризована в трех пунктах: в районе г. Лихвина и около деревень Гридино и Афонасово.

Л и х в и н. Лихвинские озерные слои являются наиболее известным образованием окско-днепровской межледниковой эпохи¹. Флора этих слоев, время накопления которых, как это отчетливо видно по опубликованным спорово-пыльцевым диаграммам, охватывает все межледниковье, изучалась многими палеоботаниками как по пыльце, так и по макроостаткам. Сводка всех этих исследований дана В. Н. Сукачевым (1938). Из приводимого им списка определенных здесь 64 видов следует, что в лихвинской флоре имеются представители 19 родов древесных и кустарниковых пород.

<i>Taxus</i>	<i>Corylus</i>	<i>Rubus</i>
<i>Pinus</i>	<i>Betula</i>	<i>Ilex</i>
<i>Larix</i>	<i>Alnus</i>	<i>Acer</i>
<i>Picea</i>	<i>Quercus</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Abies</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Salix</i>	<i>Cotoneaster</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Carpinus</i>		

Г р и д и н о. Озерно-болотные отложения окско-днепровской межледниковой эпохи у д. Гридино (в восточной части Смоленской области) были вскрыты скважиной на водораздельном плато. Принадлежность этих слоев к указанной межледниковой эпохе определяется как по составу флоры и характеру спорово-пыльцевой диаграммы, очень близкой к диаграмме лихвинского разреза, так и по геологическим данным. Они подстилаются мощной толщей флювиогляциальных песков и мореной окского оледенения и перекрыты днепровской и московской моренами максимального оледенения общей мощностью около 40 м. Выше моренного горизонта лежат озерно-болотные образования днепровско-валдайской межледниковой эпохи. В отложениях окско-днепровской эпохи спорово-пыльцевым анализом установлено присутствие пыльцы 11 родов древесных пород и кустарников.

<i>Pinus</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Quercus</i>
<i>Larix</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>
<i>Abies</i>	<i>Alnus</i>	

А ф о н а с о в о. В разрезе у д. Афонасово (на р. Кама, выше г. Чистополя) отложения окско-днепровской межледниковой эпохи представлены

¹ Литература по этому разрезу приведена в одной из наших более ранних работ (Гричук, 1950).

старичными осадками, образующими цоколь высокой (III надпойменной) террасы Камы. Возраст их определяется как условиями залегания, так и находкой в них *Elephas trogonterii* Pall. Спорово-пыльцевой анализ этих отложений был выполнен Е. Д. Заклинской, которая определяла пыльцу 12 родов древесных пород и кустарников (Гричук, 1950).

<i>Pinus</i>	<i>Corylus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	<i>Betula</i>	<i>Ilex</i>
<i>Abies</i>	<i>Alnus</i>	<i>Acer</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Quercus</i>	<i>Tilia</i>

Приведенные данные показывают, что флора южной половины Русской равнины имела в окско-днепровскую эпоху сходный состав на больших пространствах и характеризовалась участием представителей сравнительно небольшого числа (19) родов древесных и кустарниковых пород. Наиболее полно эта флора представлена в лихвинских озерных слоях; палеоботанические данные по другим двум разрезам ничем ее не дополняют.

Список семейств и родов древесных пород и кустарников, определенных во флоре окско-днепровских межледниковых отложений

Taxaceae	<i>Corylus</i>	Aquifoliaceae
<i>Taxus</i>	<i>Betula</i>	<i>Ilex</i>
Pinaceae	<i>Alnus</i>	Aceraceae
<i>Pinus</i>	Fagaceae	<i>Acer</i>
<i>Larix</i>	<i>Quercus</i>	Rhamnaceae
<i>Picea</i>	Ulmaceae	<i>Rhamnus</i>
<i>Abies</i>	<i>Ulmus</i>	Tiliaceae
Salicaceae	Rosaceae	<i>Tilia</i>
<i>Salix</i>	<i>Cotoneaster</i>	Oleaceae
Betulaceae	<i>Rubus</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Carpinus</i>		

Флора днепровско-валдайских межледниковых отложений

Отложения этой эпохи известны во многих пунктах Русской равнины. Сводка палеоботанических материалов по ним дана в работе В. И. Сукачева (1938). Здесь мы приведем данные лишь по четырем разрезам озерно-болотных образований: в районе дер. Новые Немыкары, г. Лоева и сел Семиходы и Лесковичи. Возраст этих отложений определяется как по условиям залегания и отношению к морене максимального оледенения (Новые Немыкары и Лоев), так и по характеру флоры. Изменения растительности во время накопления озерно-болотной толщи во всех четырех пунктах протекали почти идентично, о чем отчетливо свидетельствуют спорово-пыльцевые диаграммы этих разрезов (Гричук, 1950). Спорово-пыльцевой анализ показал присутствие во всех разрезах пыльцы одних и тех же древесных пород, и только три породы — *Populus*, *Acer* и *Fraxinus* — были отмечены не повсеместно. В общей сложности во флоре отложений днепровско-валдайской эпохи установлено присутствие 18 родов древесных пород и кустарников.

НИЖНЯЯ ГРАНИЦА ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

49

Список семейств и родов древесных пород
и кустарников, определенных во флоре
днепровско-валдайских межледниковых отложений

Pinaceae	<i>Betula</i>	<i>Tilia</i>
<i>Pinus</i>	<i>Alnus</i>	Ericaceae
<i>Picea</i>	Fagaceae	<i>Vaccinium</i>
<i>Abies</i>	<i>Quercus</i>	<i>Casandra</i>
Salicaceae	Ulmaceae	Oleacea
<i>Populus</i>	<i>Ulmus</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Salix</i>	Aceraceae	Caprifoliaceae
Betulaceae	<i>Acer</i>	<i>Sambucus</i>
<i>Carpinus</i>	Tiliaceae	<i>Viburnum</i>
<i>Corylus</i>		

Флора голоцена

Палеоботаническое изучение отложений голоцена на Русской равнине, как известно, ведется очень интенсивно многими исследователями, преимущественно торфоведами. Количество изученных пунктов здесь очень велико (Нейштадт, 1957). Хотя при этих исследованиях в основном производилось определение лишь пыльцы древесных пород и тканей травянистых растений — торфообразователей, они все же достаточно убедительно показывают, что флора, начиная с середины голоцена (с его теплой фазы), ничем существенным не отличалась от современной. Это дает основание объединить флору голоцена и современную и считать, что перечень родов, к которым относятся современные древесные и кустарниковые породы южной половины Русской равнины (37 родов), характерен и для флоры голоцена.

Список семейств и родов древесных пород
и кустарников в современной флоре

Pinaceae	Rosaceae	Aceraceae
<i>Pinus</i>	<i>Spiraea</i>	<i>Acer</i>
<i>Picea</i>	<i>Cotoneaster</i>	Rhamnaceae
Cupressaceae	<i>Pyrus</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Juniperus</i>	<i>Malus</i>	Tiliaceae
Salicaceae	<i>Padus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Populus</i>	<i>Cerasus</i>	Thymelaceae
<i>Salix</i>	<i>Sorbus</i>	<i>Daphne</i>
Betulaceae	<i>Crataegus</i>	Eleagnaceae
<i>Carpinus</i>	<i>Rubus</i>	<i>Eleagnus</i>
<i>Corylus</i>	<i>Rosa</i>	Cornaceae
<i>Betula</i>	<i>Prunus</i>	<i>Cornus</i>
<i>Alnus</i>	Leguminosae	Ericaceae
Fagaceae	<i>Cytisus</i>	<i>Andromeda</i>
<i>Quercus</i>	<i>Caragana</i>	<i>Ledum</i>
Ulmaceae	Celastraceae	Oleaceae
<i>Ulmus</i>	<i>Euonymus</i>	<i>Fraxinus</i>
		Caprifoliaceae
		<i>Sambucus</i>
		<i>Viburnum</i>
		<i>Lonicera</i>

Т а б л и ц а

Семейства и число представляющих их родов древесных и кустарниковых пород, определенных в верхнекайнозойских флорах

Семейство	Отделы и ярусы											Голоценовая и современная флора
	олигоцен	нижний миоцен	тортонский	сарматский	моготический	киммерийский	акчагыльский	апшеронский	бакинский	окско-днепровский	днепровско-валдайский	
число родов												
Ginkgoaceae . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Podocarpaceae . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Taxaceae	1	1	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Araucariaceae . .	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pinaceae	6	7	6	5	4	6	5	4	4	4	3	2
Taxodiaceae . . .	3	4	2	3	—	4	—	—	—	—	—	—
Cupressaceae . . .	4	5	—	—	—	2	1	—	—	—	—	1
Palmae	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Liliaceae	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salicaceae	2	2	2	2	2	2	—	1	1	1	2	2
Myricaceae	1	1	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Juglandaceae . . .	5	5	4	3	2	3	3	3	2	—	—	—
Betulaceae	4	5	4	4	3	5	4	4	4	4	4	4
Fagaceae	4	4	3	3	1	3	1	2	1	1	1	1
Ulmaceae	3	3	3	3	2	2	1	1	1	1	1	1
Ulmaceae	2	1	2	2	1	1	1	1	—	—	—	—
Moraceae	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Proteaceae	—	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Trochodendraceae	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—
Menispermaceae .	2	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Magnoliaceae . . .	5	3	2	4	—	—	—	—	—	—	—	—
Lauraceae	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Capparidaceae . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pittosporaceae . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pittosporaceae . .	2	1	2	3	—	1	—	—	—	—	—	—
Hamamelidaceae .	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Platanaceae	—	—	4	8	4	3	—	1	—	2	—	11
Rosaceae	3	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	2
Leguminosae	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Simarubiaceae . . .	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Buxaceae	—	1	1	3	1	2	—	—	—	—	—	—
Anacardiaceae . . .	1	2	1	—	1	2	—	—	—	—	—	—
Aquifoliaceae . . .	1	1	1	1	—	1	1	1	—	1	—	—
Aquifoliaceae . . .	1	1	—	2	—	1	1	—	—	—	—	1
Celastraceae	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Staphyleaceae . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Staphyleaceae . . .	1	1	1	1	1	1	—	1	1	1	1	1
Aceraceae	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Sapindaceae	—	1	1	2	—	1	—	—	—	1	—	1
Rhamnaceae	1	—	2	1	1	1	—	1	—	—	—	1?
Vitaceae	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Tiliaceae	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Sterculiaceae . . .	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Dilleniaceae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Thymelaceae	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Eleagnaceae	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Семейство	Отделы и ярусы											Голоценовая и современная флора
	олигоцен	нижний миоцен	торгонский	сарматский	моготический	ниммерийский	акчагыльский	апшеронский	бакинский	онско-днепровский	днепровско-валдайский	
	число родов											
Combretaceae . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Myrtaceae	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Araliaceae	2	2	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Nyssaceae	1	1	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Cornaceae	1	1	1	2	1	1	—	1	—	—	—	1
Ericaceae	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2	2
Myrsiniaceae . . .	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sapotaceae	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Ebenaceae	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Oleaceae	1	2	—	1	1	1	—	—	—	1	1	1
Apocinaceae	1	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Caprifoliaceae . . .	1	3	3	2	1	4	3	1	—	—	2	3

КРАТКИЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЙ СОСТАВА ВЕРХНЕКАЙНОЗОЙСКИХ ФЛОР ЮЖНОЙ ЧАСТИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

Приведенные палеоботанические данные относятся лишь к ограниченной группе растений (к деревьям и кустарникам) и, следовательно, не исчерпывают всех имеющихся материалов, но все же достаточно отчетливо выявляют те крупнейшие изменения в составе флоры южной части Русской равнины, которые происходили от олигоцена до голоцена. Всесторонний анализ всех этих данных представляет собой весьма сложную задачу. Поэтому, учитывая цель настоящей работы, мы остановимся лишь на вопросе о сходстве и различиях флор основных стратиграфических горизонтов. Для решения этого вопроса будет естественным использовать методические приемы, в общих чертах аналогичные приемам, применяемым в ботанической географии и флористике при сравнении современной флоры каких либо территорий. Насколько эффективен подобный подход к обработке палеоботанических материалов, показывают хотя бы работы Шафера (Szafer, 1946, 1954, и др.) по изучению плиоценовых и нижнеплейстоценовых флор Польши.

Учитывая специфику имеющихся в нашем распоряжении данных, мы остановимся лишь на трех основных показателях: на изменении во времени систематического состава флор, характере географических элементов, слагающих эти флоры, и изменениях в соотношениях географических элементов флор различного возраста.

Изменения систематического состава флор

При сопоставлении приведенных в предыдущем разделе сводных списков флор основных стратиграфических горизонтов прежде всего обращает на себя внимание определенно выраженная тенденция к закономерному сокращению систематического разнообразия по мере перехода от более древних к более молодым флорам. При этом сокращается как число

семейств, входящих в состав флор, так и число родов (в большинстве случаев), которыми представлено данное семейство. Эту тенденцию хорошо иллюстрирует, приведенная выше табл. 1¹.

Такая выдержанность тенденции к уменьшению систематического разнообразия ископаемых флор показывает, что это явление следует рассматривать как одно из основных в процессе формирования кайнозойских флор. В целях удобства рассмотрим сначала более детально его количественную сторону, для чего обратимся к некоторым цифровым показателям, приведенным в табл. 2. Прежде чем перейти к анализу этой

Таблица 2

**Изменения систематического разнообразия древесных пород и кустарников
в верхнекайнозойских флорах**

Показатели	Отделы и ярусы												Современная флора
	олигоцен	нижний миоцен	торгонский	сарматский	маотический	понтический	киммерийский	акчагальский	апшеронский	банинский	окско-днепровский	днепровско-валдайский	
Число семейств, определенных во флоре данного горизонта	39	33	31	36	19		27	12	14	8	12	10	18
Число семейств, не переходящих в следующий горизонт	7	2	3	9	3		6	1	1	1	2	0	
Число родов, определенных во флоре данного горизонта	79	70	60	77	30		52	23	23	15	19	18	38
Число родов, не переходящих в следующий горизонт	20	12	8	31	4		17	2	3	3	2	1	

таблицы, остановимся на вопросе о том, насколько полны имеющиеся палеоботанические материалы и имеют ли в данном случае реальный смысл различного рода численные сопоставления. В современной флоре южной половины Русской равнины древесные породы и кустарники представлены 18 семействами и 38 родами. Если сопоставить эти данные с данными по флоре верхнего плейстоцена (днепровско-валдайской межледниковой эпохи), которая, несомненно, очень близка по своему составу к современной, то окажется, что в верхнеплейстоценовой флоре определено около половины того числа семейств и родов, которые мы можем предполагать в ее составе.

Такую полноту характеристики ископаемой флоры следует признать в общем достаточно хорошей. Вместе с тем у нас нет никаких оснований предполагать, что степень изученности более древних флор значительно ниже, чем флоры верхнего плейстоцена. Скорее можно допустить обрат-

¹ В этой и во всех последующих таблицах, а также на графиках стратиграфические горизонты, соответствующие эпохам оледенений, не показаны. Наши сведения о лесных флорах ледниковых эпох еще настолько скудны, что отразить их состав с полнотой, аналогичной полноте состава флор других эпох, пока невозможно.

ное положение, поскольку более древние отложения чаще изучались с флористической стороны. Учитывая это, можно сделать вывод, что, несмотря на несомненно имеющую место неравномерность в степени палеоботанической изученности отложений разного возраста, различия в количестве определенных в ископаемых флорах семейств и родов в большей или меньшей степени адекватно отражают реальные изменения систематического богатства этих флор.

Обращаясь к первой и третьей строчкам табл. 2, не трудно заметить, что, несмотря на известные колебания, обусловленные разной полнотой палеоботанических материалов, количество определенных в каждом горизонте семейств и родов более или менее закономерно уменьшается при переходе от более древних к более молодым отложениям.

Стратиграфические горизонты	Число семейств	Число родов
Олигоцен — сармат	31—39	60—79
Мэотис — киммерий	19—27	30—50
Акчагыл — верхний плейстоцен . .	8—14	15—23

Это обстоятельство очень важно, так как показывает, что процесс уменьшения систематического разнообразия флоры протекал неравномерно; наряду с длительными периодами, в течение которых состав флоры изменялся незначительно, существовали относительно короткие периоды, характеризующиеся очень сильными изменениями. Другими словами, процесс изменения флоры имел в известной мере скачкообразный характер. Эта особенность выступает еще более отчетливо при сопоставлении числа семейств и родов, исчезающих при переходе от одного горизонта к другому (см. табл. 2). Фазы быстрого уменьшения систематического разнообразия флоры совпадают с переходом от олигоцена к нижнему миоцену, затем к переходу от сармата к мэотису и к переходу от киммерийского яруса к акчагылскому. На других стратиграфических рубежах изменения систематического состава имеют значительно меньшие масштабы.

Наряду с такими четкими закономерностями в изменении количества семейств и родов, которыми представлены верхнекайнозойские флоры, в изменении их систематического состава какие либо определенные закономерности почти не проявляются. Это хорошо видно на приведенной ниже схеме I, показывающей распределение семейств по стратиграфическим горизонтам. Семейства помещены на этой схеме не в систематическом порядке, а в порядке их выпадения из флоры Русской равнины. Сплошными линиями показаны те горизонты, в которых представители данного семейства определены непосредственно, пунктирные же линии соответствуют горизонтам, в которых присутствие таких представителей вполне вероятно. Последнее имеет место в тех случаях, когда какие-либо роды, относящиеся к этому семейству, встречаются и в более древних и в более молодых отложениях и отсутствие их в промежуточном горизонте не может быть объяснено изменениями в составе флоры. Кроме того, это относится и к тем немногим случаям, когда какие-либо роды или виды данного семейства указаны во флорах соответствующего возраста, не включенных в обзор из-за их фрагментарности или недостаточной изученности.

Семейства, выпадающие из состава флоры Русской равнины в фазы ее резкого обеднения, очень различны и не образуют каких-либо групп систематического характера. Эти семейства объединяют другие признаки, и в первую очередь характер географического распространения их современных представителей.

Схема I

Распределение семейств в верхнекайнозойских флорах по стратиграфическим горизонтам

Семейство	Стратиграфические горизонты												
	олигоцен	нижний миоцен	торгонский	сарматский	мэотический	пантический	киммерийский	акчагыльский	ашеронский	банинский	окско-днепровский	днепровско-валдайский	голоцен и современная флора
Ginkgoaceae													
Podocarpaceae													
Araucariaceae													
Proteaceae													
Pittosporaceae													
Combretaceae													
Myrtaceae													
Capparidaceae													
Myrsiniaceae													
Simarubiaceae													
Buxaceae													
Liliaceae													
Palmae													
Trochodendraceae													
Lauraceae													
Platanaceae													
Sapindaceae													
Sterculiaceae													
Sapotaceae													
Ebenaceae													
Apocinaceae													
Magnoliaceae													
Dilleniaceae													
Araliaceae													
Taxodiaceae													
Myricaceae													
Hamamelidaceae													
Anacardiaceae													
Staphyleaceae													
Nyssaceae													
Menispermaceae													
Moraceae													
Juglandaceae													
Taxaceae													
Aquifoliaceae													
Pinaceae													
Cupressaceae													
Salicaceae													
Betulaceae													
Fagaceae													
Ulmaceae													

С х е м а I (продолжение)

Семейство	Стратиграфические горизонты											
	олигоцен	нижний миоцен	торгонский	сарматский	меотический	понтический	ниммерийский	акчагыльский	ашперонский	банинский	окско-днепровский	днепровско-валдайский
Rosaceae												
Leguminosae												
Celastraceae												
Aceraceae												
Rhamnaceae												
Vitaceae												
Tiliaceae												
Thymelaceae												
Eleagnaceae												
Cornaceae												
Ericaceae												
Oleaceae												
Caprifoliaceae												

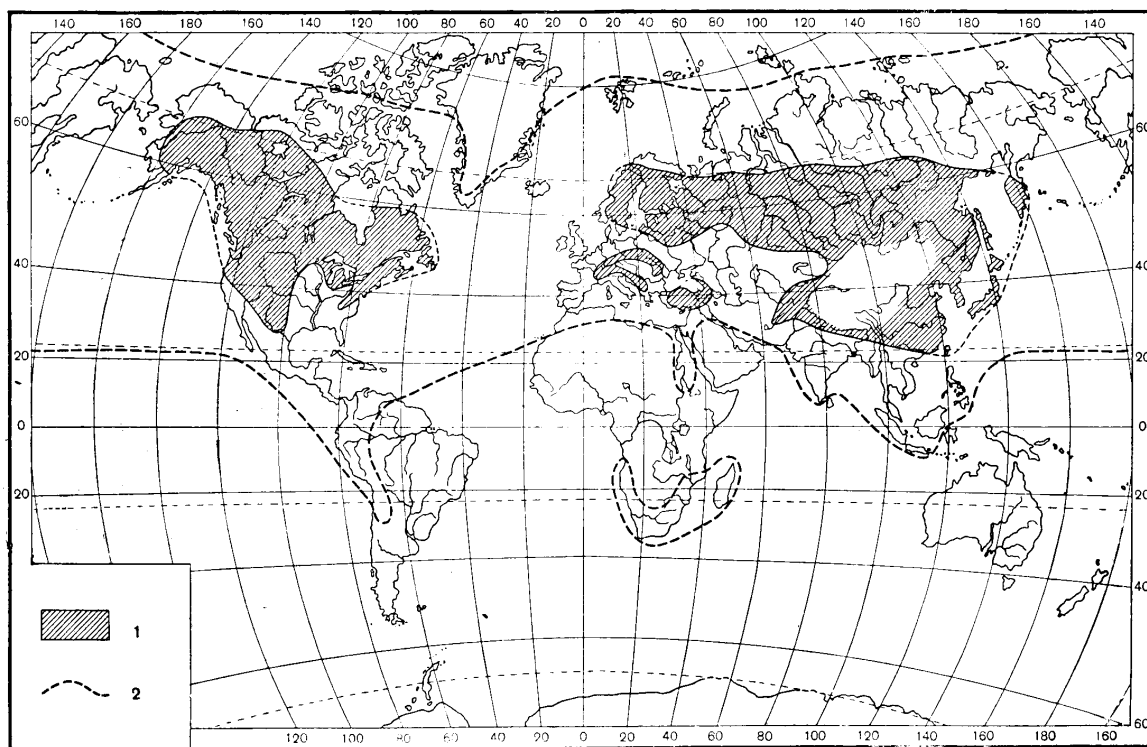
Географические элементы верхнекайнозойской флоры и закономерности изменений в их соотношениях

Приведенные выше материалы показывают, что в верхнекайнозойской флоре южной части Русской равнины определено в общей сложности, кроме нескольких полностью вымерших родов (*Dryophyllum*, *Neritium* и т. п.), 135 родов древесных пород и кустарников, входящих в состав современной флоры различных стран земного шара. Анализируя современное географическое распространение представителей этих родов, нетрудно установить, что они по типу своих ареалов распадаются на несколько естественных групп. Если не учитывать некоторые второстепенные детали, наблюдающиеся в характере ареалов небольшого числа родов, то в общей сложности можно выделить девять таких групп¹.

Г о л а р к т и ч е с к и е р о д ы (распространенные преимущественно в гомарктике, но в некоторых случаях частично заходящие в субтропические области).

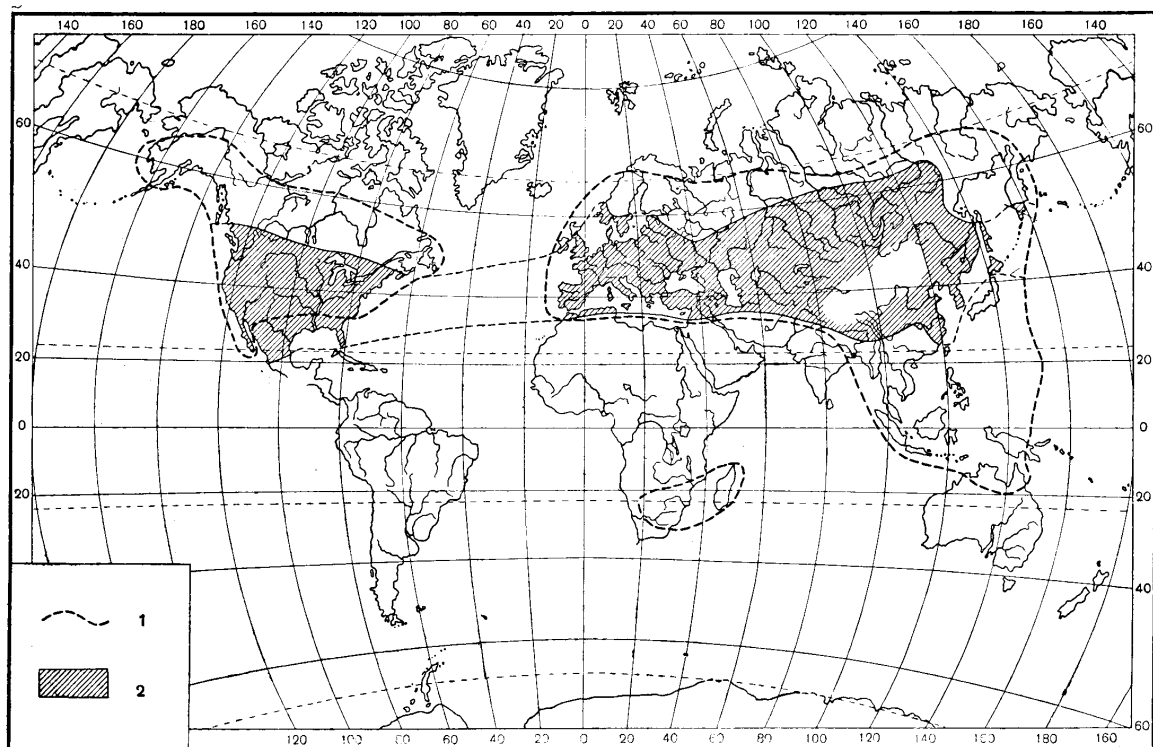
I группа — панголарктические роды. В эту группу включены роды, ареалы которых охватывают всю или большую часть гомарктики (иногда также и некоторые области Африки и Южной Америки). Сюда относятся обычные представители нашей флоры: *Pinus*, *Picea*, *Populus*, *Salix*, *Betula*, *Rubus* и *Crataegus* (фиг. 3, 4).

¹ В флористической географии, при наличии большого числа классификаций географических типов ареалов видов, до сих пор отсутствуют разработанные классификации географических типов ареалов родов. В этих условиях единственным выходом было принять ту классификацию, которая вытекала из группировки по географическим признакам только тех родов, которые были определены в составе флор, приведенных, в настоящей работе.



Фиг. 3. Современные ареалы родов *Picea* и *Salix* (Schmücker, 1942).

1 — *Picea*; 2 — *Salix*.



Фиг. 4. Современные ареалы родов *Rubus* и *Crataegus* (по кн. «Деревья и кустарники СССР», 1951).
1 — *Rubus*; 2 — *Crataegus*.

II группа — американо-евразийские роды. В нее объединяются роды, ареалы которых ограничены умеренными и южными широтами Северной Америки, Европы (некоторые из них захватывают и северную часть Африки и Малую Азию), а также южной и восточной Азии. Это преимущественно широколиственные древесные породы умеренно термофильного склада (как листопадные, так и вечнозеленые). К этой группе относятся *Carpinus*, *Ulmus*, *Corylus*, *Quercus*, *Acer* и *Tilia* (фиг. 5, 6).

III группа — американо-средиземноморско-азиатские роды, распространенные в умеренных и южных широтах Северной Америки, в южной Европе и в средиземноморских странах, а также в восточной Азии, преимущественно в ее южной части. В состав этой группы входят такие роды, как *Castaneae*, *Celtis*, *Ostrya*, *Liquidambar* и *Rhus*. К ней отнесены и те роды, ареалы которых охватывают указанную территорию не полностью, например, Северную Америку и Средиземноморье (*Platanus*), Средиземноморье и восточную Азию (*Pterocarya*, *Zelcowa*, *Paliurus*) или одно Средиземноморье (*Laurus*, *Parrotia*, *Arbutus* и др.). Сюда же, несколько условно, отнесены и такие роды, ареалы которых, кроме стран Средиземноморья, охватывают и некоторые субтропические и даже тропические области (например *Ficus* и *Diospyros*) (фиг. 7, 8, 9).

IV группа — американо-восточноазиатские роды, современные представители которых распространены в двух изолированных областях: в умеренных и южных широтах Северной Америки (иногда также и в Южной Америке) и затем на юго-востоке Азии. К этой группе отнесены такие роды, как *Tsuga*, *Carya*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Sapindus*, *Sassafras* и *Aralia* (фиг. 10, 11).

V группа — восточноазиатские роды, современные представители которых распространены в умеренных и южных широтах восточной Азии — например *Cryptomeria*, *Keteleeria*, *Trachycarpus*, *Cercidiphyllum*, *Eucommia*, *Platycarya*, и др. (фиг. 12, 13).

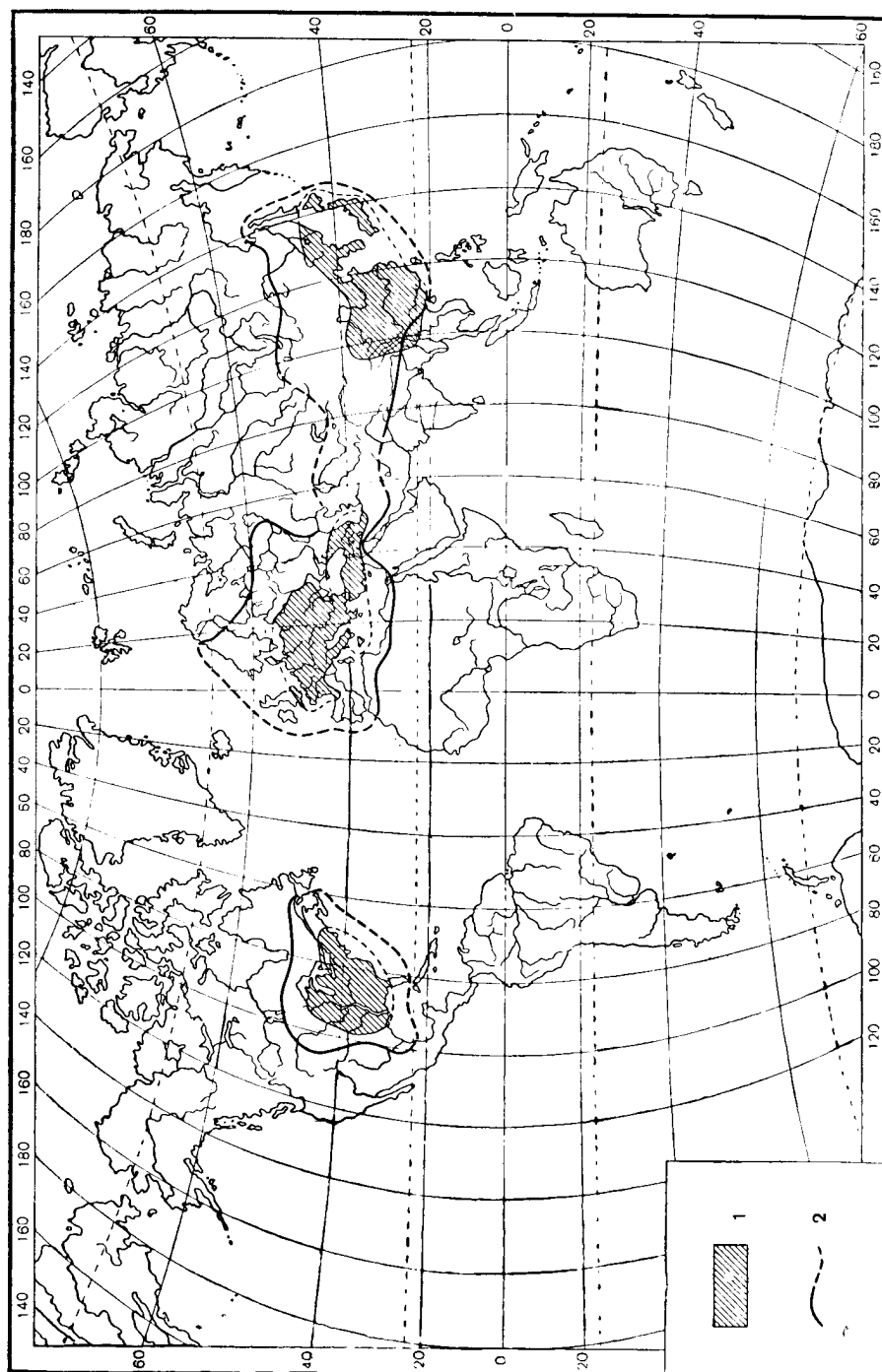
VI группа — североамериканские роды, представленные в современной флоре только в средней и южной частях Северной Америки (некоторые заходят частично в центральную и Южную Америку). Это *Taxodium*, *Sequoia*, *Robinia* и *Bumelia* (фиг. 14).

Тропические роды (распространенные преимущественно в тропиках, но в некоторых случаях заходящие в субтропические области).

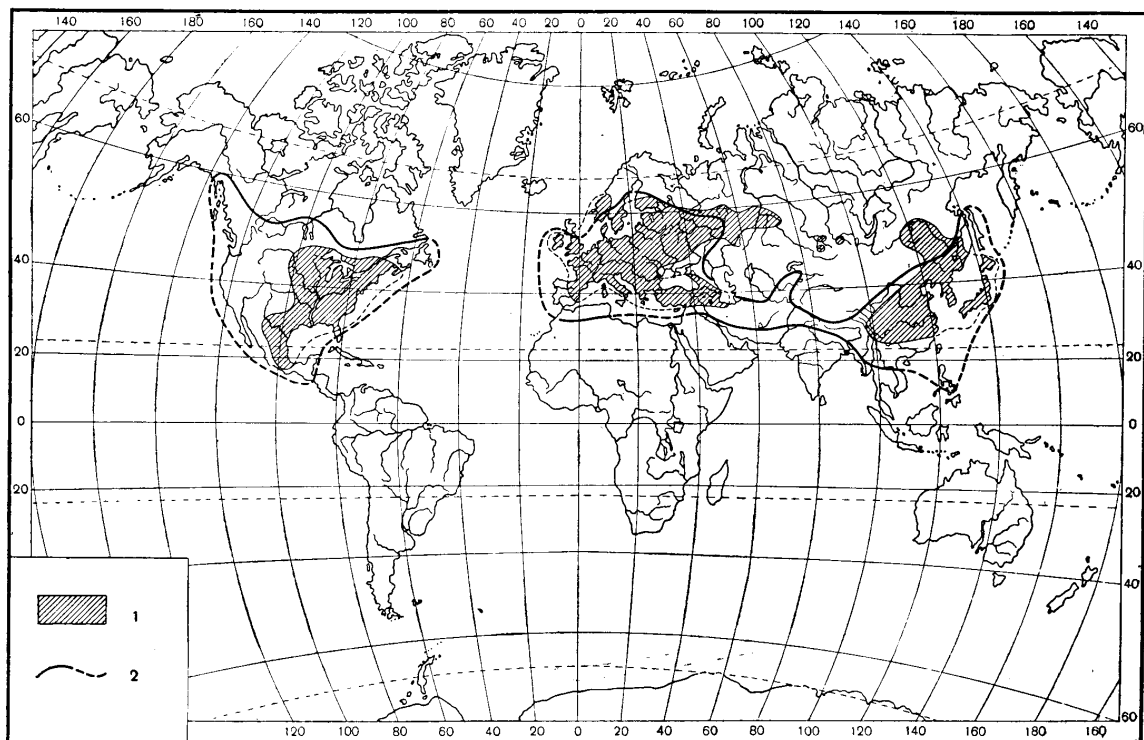
VII группа — плюриконтинентальные роды, представители которых распространены в современной флоре тропических областей Америки, Африки, Азии и Австралии (ареалы некоторых из них захватывают и субтропические области этих континентов). Это такие роды, как *Podocarpus*, *Capparis*, *Sterculia*, *Myrtus*, *Rauwolfia* и т. п.; к этой же группе относятся роды *Alangium* (отсутствующий в Америке) и *Oreodaphne* (отсутствует в Австралии) (фиг. 15).

VIII группа — южноазиатско-американские роды, распространенные в тропических областях южной Азии и Южной Америки или только на одном из этих континентов. Это такие роды, как *Persea*, *Cinnamomum*, *Machaerium* и *Anacardium*. Несколько условно сюда же отнесена *Araucaria* (заходит в умеренные широты Южной Америки) и *Dacrydium* (кроме тропической части Азии, встречается на юге Перу, а также на Тасмании и Новой Зеландии) (см. фиг. 15).

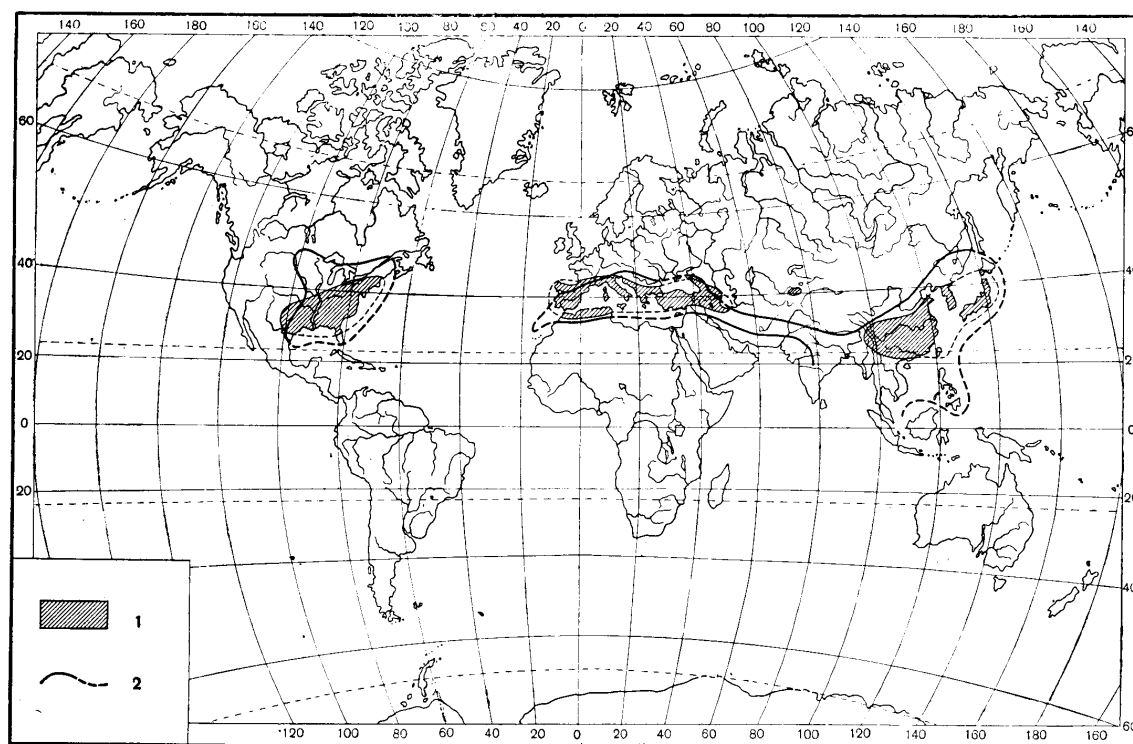
IX группа — австралийско-африканские роды, представители которых распространены в современной флоре Австралии и Африки или только на одном из этих континентов: *Agathis*, *Frenela*, *Grevillea*, *Persoonia*, *Hakea*, *Banksia* и *Eucalyptus*. Ареалы некоторых родов, включенных в эту группу, частично захватывают и южную Азию (см. фиг. 15).



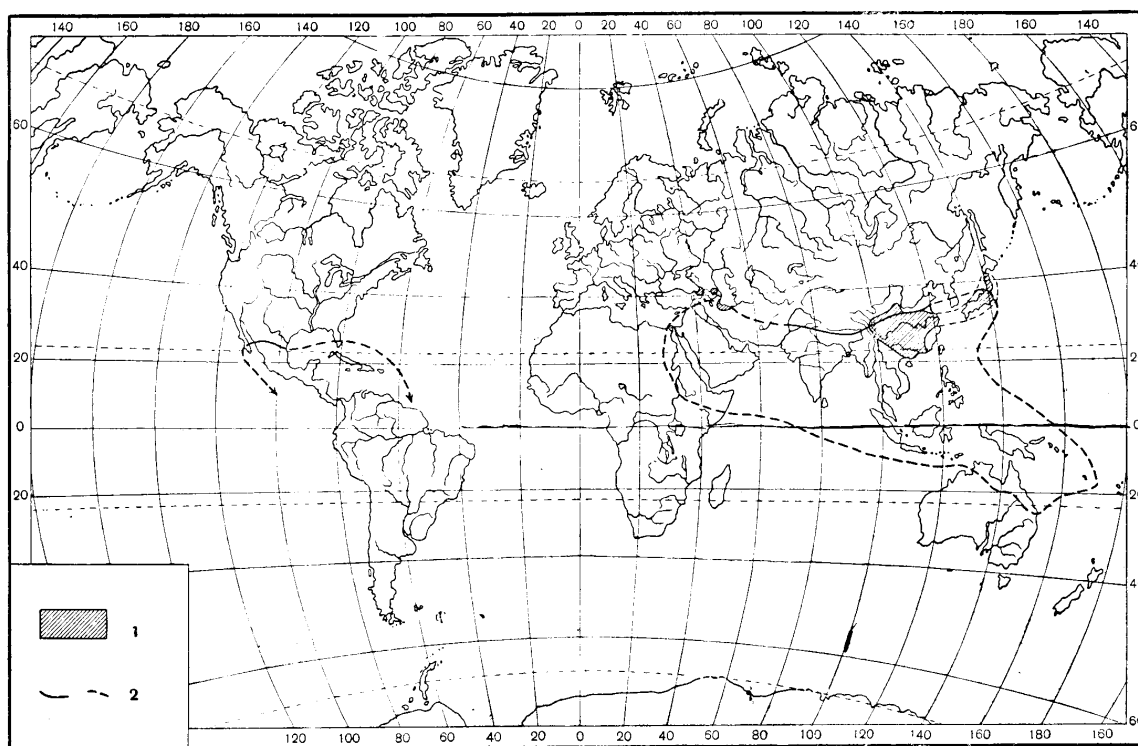
Фиг. 5. Современные ареалы родов *Carpinus* и *Ulmus* (Schmücker, 1942).
1 — *Carpinus*; 2 — *Ulmus*.



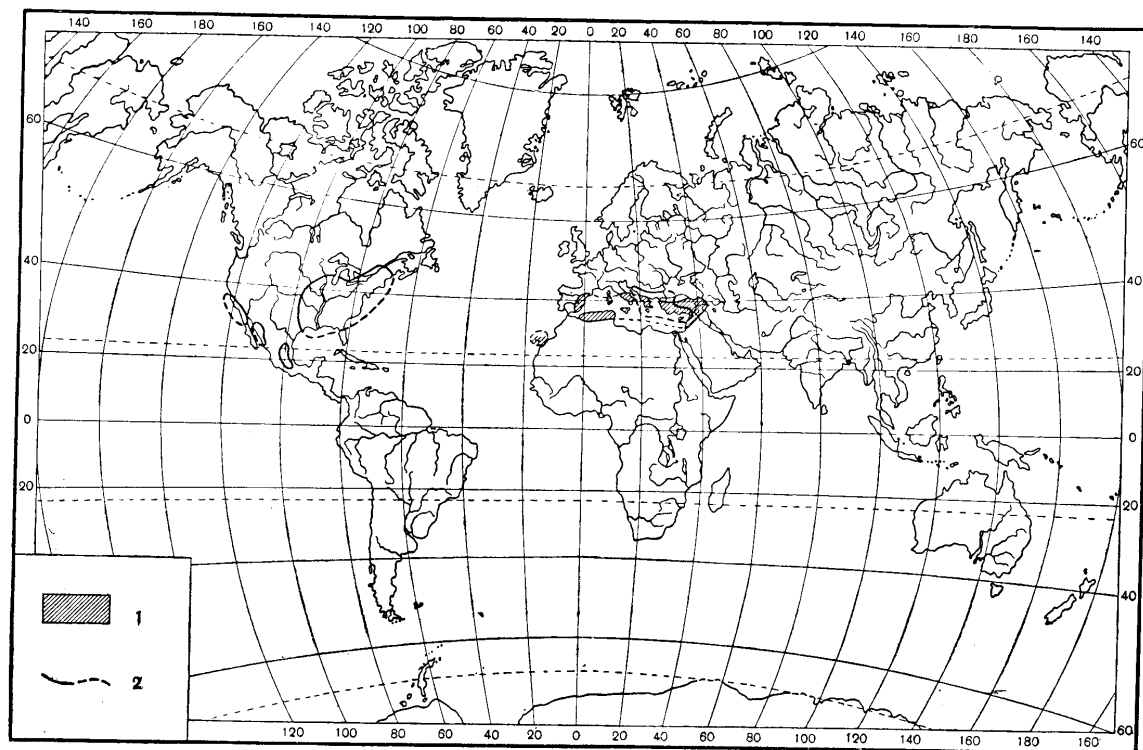
Фиг. 6. Современные ареалы родов *Tilia* и *Acer* (Schmücker, 1942).
1 — *Tilia*; 2 — *Acer*.



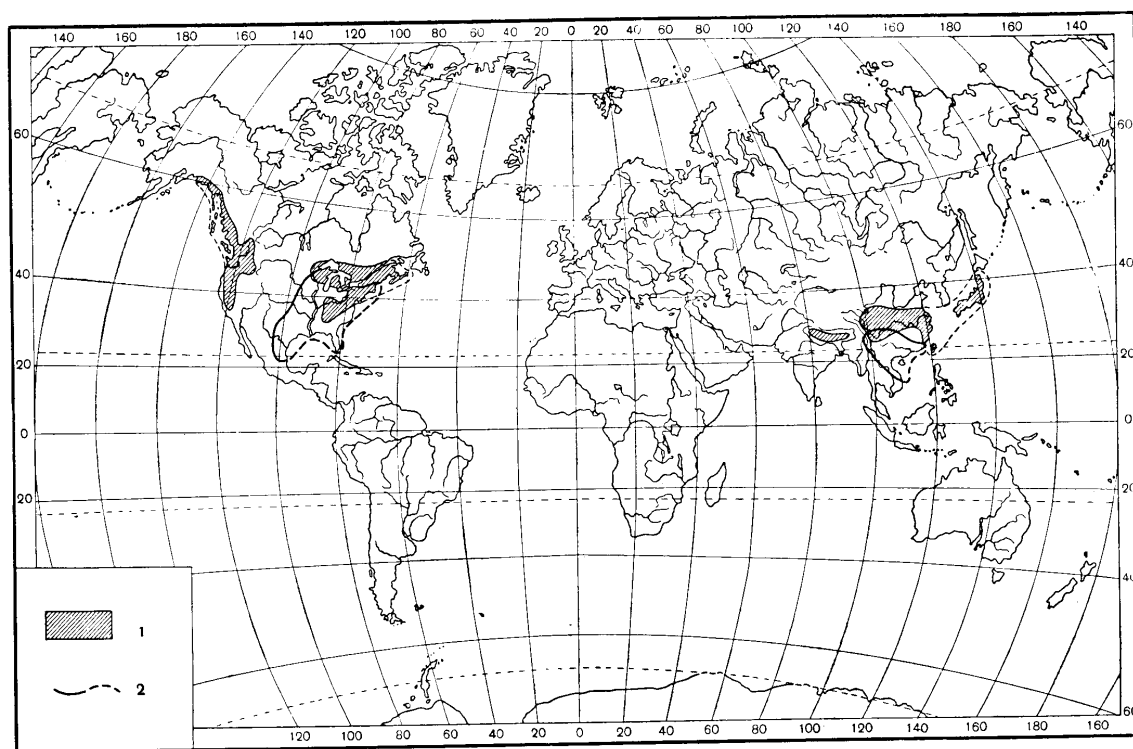
Фиг. 7. Современные ареалы родов *Castanea* и *Cellus* (Schmücker, 1942).
1 — *Castanea*; 2 — *Cellus*.



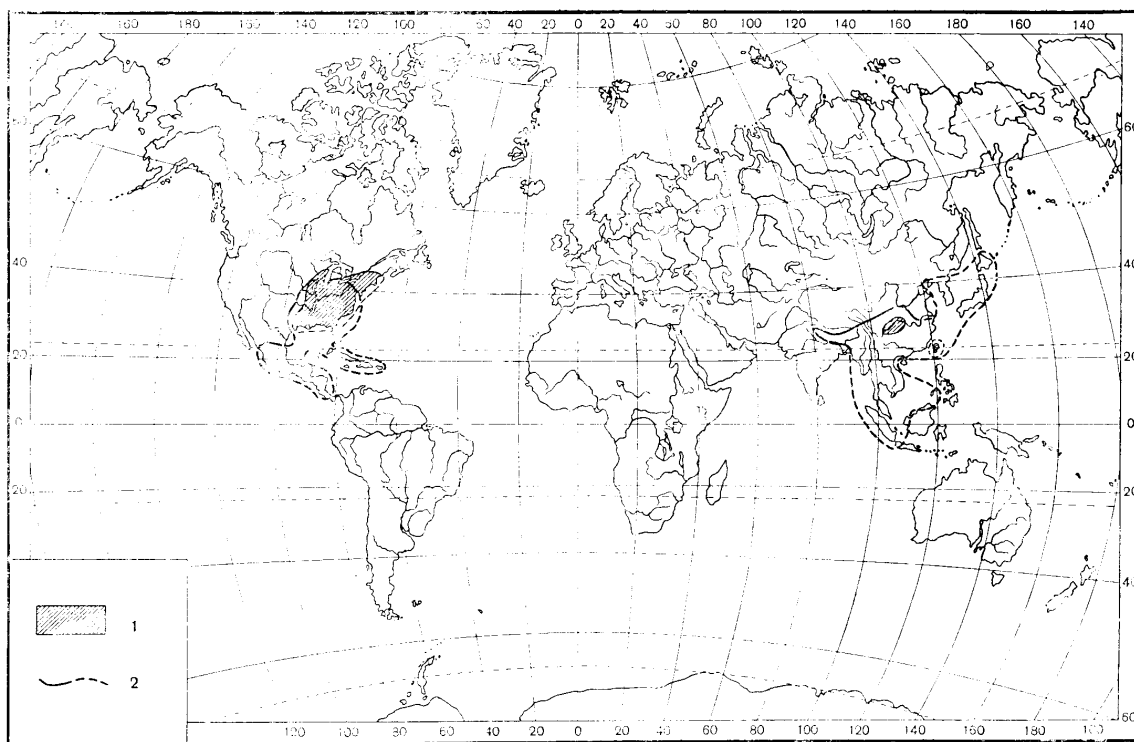
Фиг. 8. Современные ареалы родов *Pterocarya* (Ильинская, 1953) и *Ficus* (Schmücker, 1942).
1 — *Pterocarya*; 2 — *Ficus*.



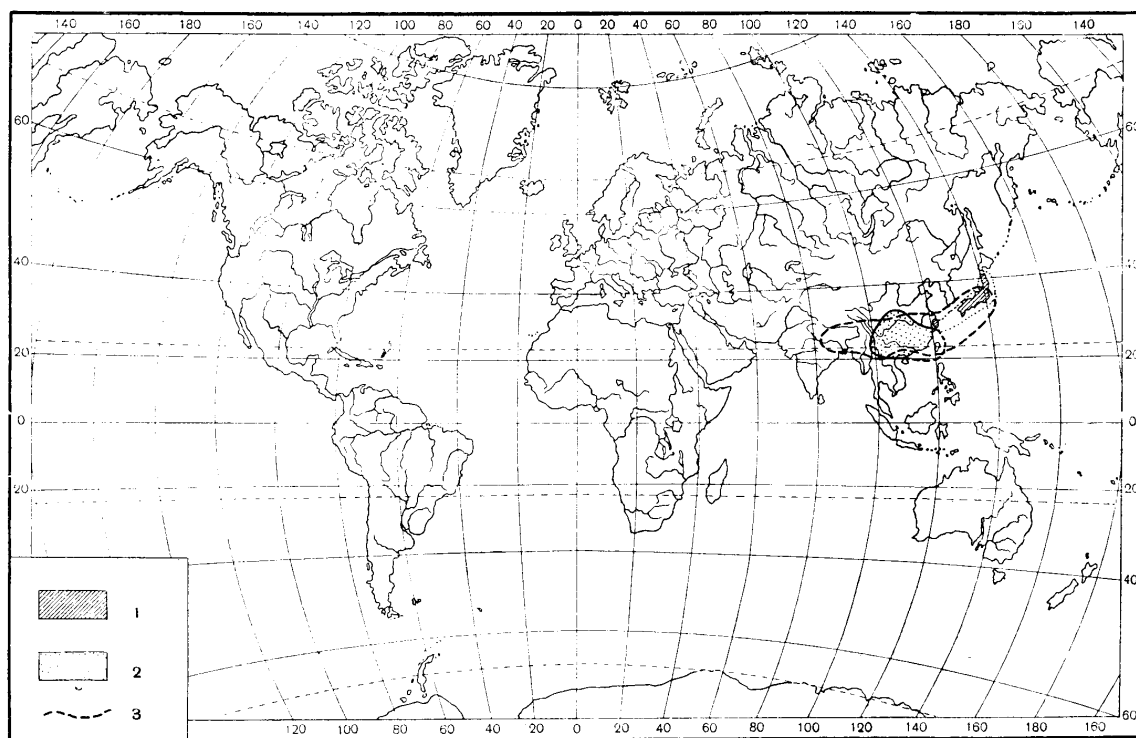
Фиг. 9. Современные ареалы родов *Laurus* (по кн. «Деревья и кустарники СССР», 1951) и *Platanus* (Schmücker, 1942).
1 — *Laurus*; 2 — *Platanus*.



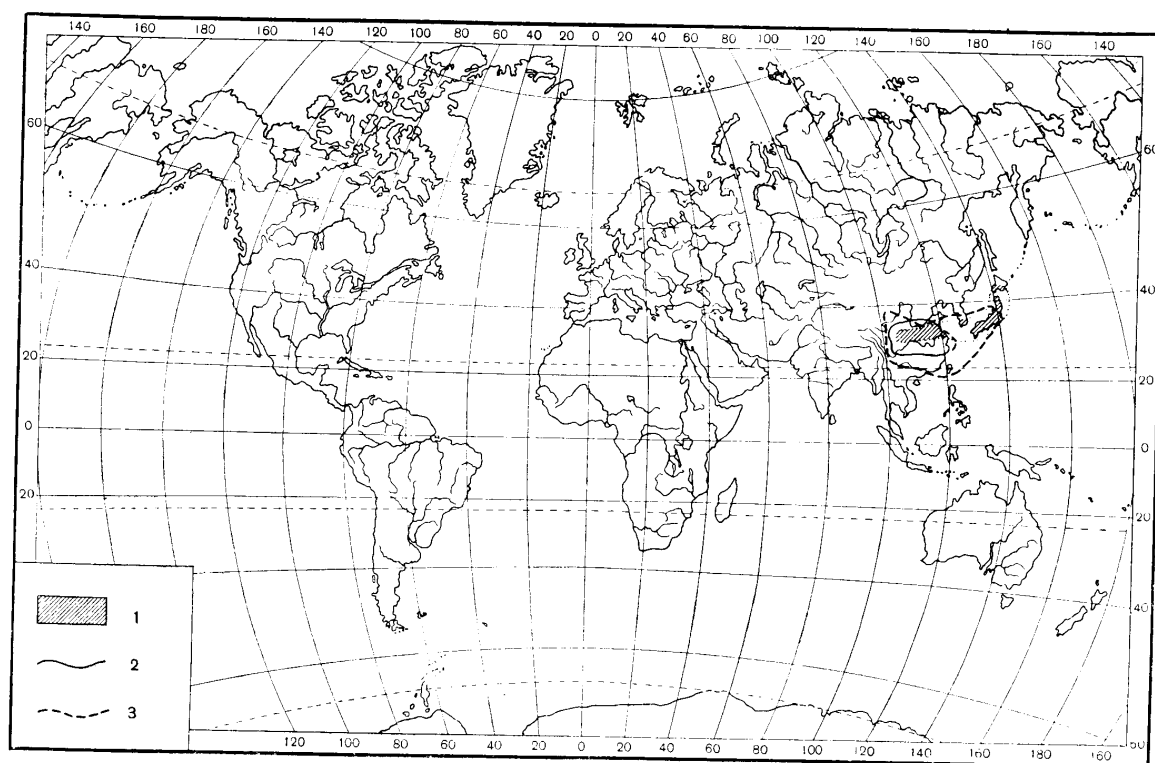
Фиг. 10. Современные ареалы родов *Tsuga* и *Carya* (Schmueder, 1942).
1 — *Tsuga*; 2 — *Carya*.



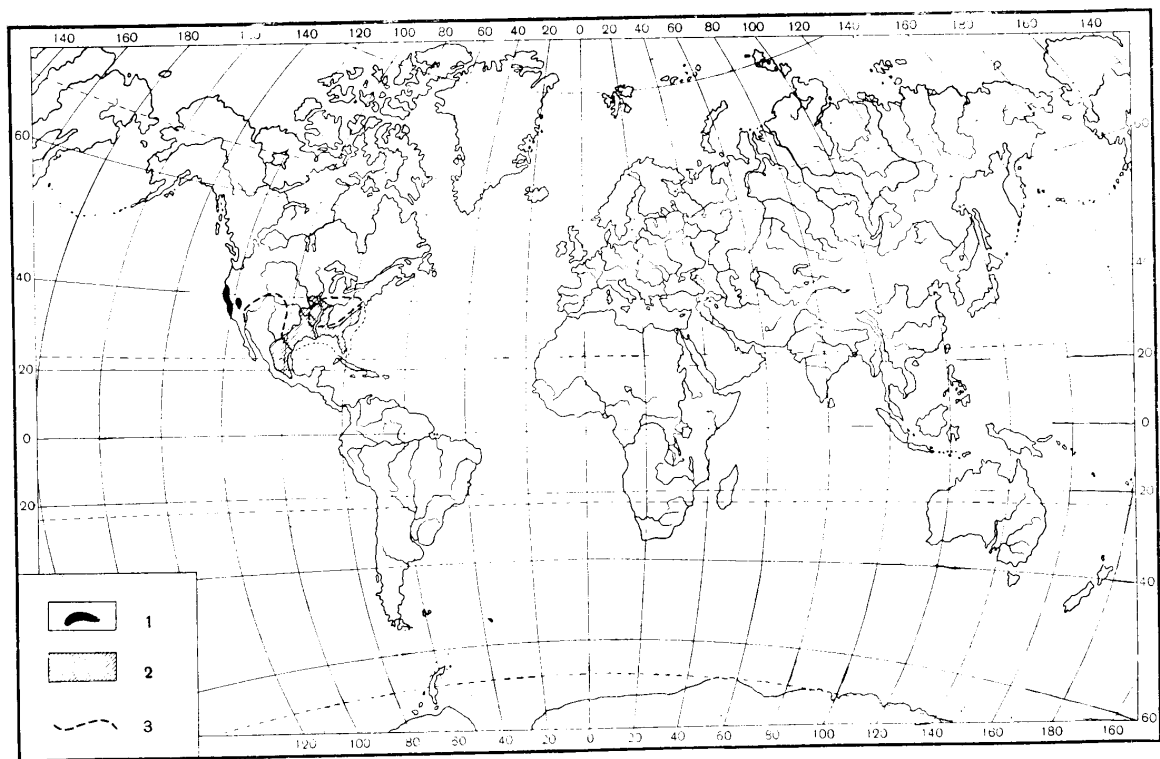
Фиг. 11. Современные ареалы родов *Magnolia* и *Sassafras* (Schumacher, 1942).
1 — *Sassafras*; 2 — *Magnolia*.



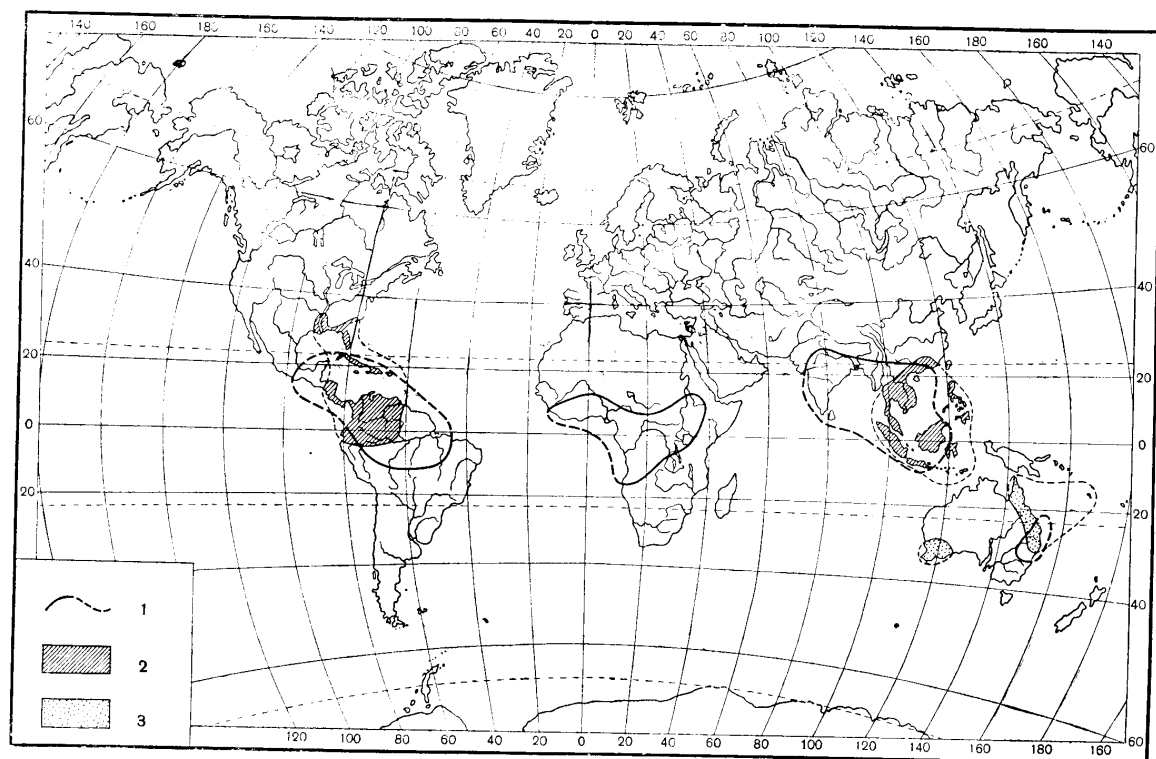
Фиг. 12. Современные ареалы родов *Cryptomeria*, *Keteleeria* (Schmücker, 1942) и *Trachycarpus* (по кн. «Деревья и кустарники СССР», 1951).
1 — *Cryptomeria*; 2 — *Keteleeria*; 3 — *Trachycarpus*.



Фиг. 13. Современные ареалы родов *Cercidiphyllum* и *Eucommia* (Schumacher, 1942), *Platicarya* (Ильинская, 1953).
1 — *Cercidiphyllum*; 2 — *Eucommia*; 3 — *Platicarya*.



Фиг. 14. Современные ареалы родов *Sequoia*, *Taxodium* (по кн. «Деревья и кустарники СССР», 1949) и *Robinia* (Schmücker, 1942).
1 — *Sequoia*; 2 — *Taxodium*; 3 — *Robinia*.



Фиг. 15. Современные ареалы родов *Sterculia* (Patton, см. Вульф, 1932), *Persea* (Schmucker, 1942) и *Grevillea* (Diels, 1929).
1 — *Sterculia*; 2 — *Persea*; 3 — *Grevillea*.

Эти географические группы родов, объединенные наличием общих черт в особенностях их распространения, в генетическом отношении не всегда и не совсем однородны. Вполне вероятно, что генетическая неоднородность их несколько больше, чем генетическая неоднородность видов, объединяемых в категории географических элементов флоры. Поэтому перечисленные выше группы можно лишь с некоторой условностью сопоставлять с географическими элементами в том понимании, которое обычно придается последним в флористических работах. Однако в настоящее время, когда в историко-флористических работах приводятся данные по истории только сравнительно очень небольшого числа родов древесных пород, разделение родов кайнозойской флоры на генетические группы практически невозможно. Таким образом, приходится мириться с тем положением, что, может быть, некоторые из выделенных групп являются слишком обобщенными и в действительности объединяют несколько более или менее самостоятельных групп.

Проследивая участие в верхнекайнозойской флоре таких обобщенных групп, мы, может быть, и теряем возможность вскрыть некоторые стороны и особенности процесса ее формирования, однако это не может помешать выявлению основных черт этого исторического процесса.

Если разделить роды, определенные в отложениях рассматриваемых нами стратиграфических горизонтов, на перечисленные географические группы и проследить их вертикальное распространение, то мы получим картину, показанную в табл. 3. Из этой таблицы следует, что все 9 групп

Т а б л и ц а 3

Участие географических групп родов в верхнекайнозойской флоре

Отделы и ярусы	Группы голарктических родов						Группы тропических родов		
	панголарктические	американско-евро-азиатские	американско-средиземноморско-азиатские	американско-восточноазиатские	восточноазиатские	североамериканские	палеоиндотропические	индоазиатско-американские	австралийско-африканские
Голоцен	+	+	+						
Днепровско-валдайский	+	+	+						
Оксско-днепровский	+	+	+						
Бакинский	+	+	+	+					
Апперонский	+	+	+	+					
Акчагыльский	+	+	+	+					
Киммерийский	+	+	+	+	+	+			
Мэотический	+	+	+	+	+	+			
Сарматский	+	+	+	+	+	+	+	+	
Туртонский	+	+	+	+	+	+	+	+	
Нижний миоцен (аквитан)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Олигоцен	+	+	+	+	+	+	+	+	+

представлены только в наиболее древних флорах (от олигоценовой до нижнемiocеновой). Выше сарматского яруса тропические роды во флоре Русской равнины уже не отмечаются. При переходе от киммерийского

яруса к акчагыльскому из флоры исчезают сразу две группы — североамериканские роды (VI группа) и восточноазиатские (V группа). Еще выше, в бакинском горизонте, исчезают американо-восточноазиатские роды (IV группа).

Табл. 3 дает лишь самое общее представление о закономерностях изменения состава флоры позднего кайнозоя. Для более полного анализа этого явления необходимо рассмотреть данные о вертикальном распространении уже не целых групп, а отдельных родов. Такие данные в графической форме представлены на прилагаемой ниже схеме (см. схему II).

В эту схему включены все ныне существующие роды, установленные в описанных выше флорах (в соответствии с типами их ареалов). Географические группы помещены в той же последовательности, как и в табл. 3, но все группы тропических родов показаны суммарно. В пределах каждой из групп роды размещены не в систематическом порядке, а в соответствии со временем их исчезновения из флоры Русской равнины. Так же, как и на приведенной выше схеме распределения семейств, сплошными линиями здесь показаны те стратиграфические горизонты, в которых представители данного рода непосредственно определены, пунктирными же линиями те горизонты, в которых присутствие данного рода является вполне вероятным.

Анализ этой схемы дает очень много для понимания процесса формирования флоры южной части Русской равнины. Прежде всего она весьма наглядно показывает, что по крайней мере уже с олигоцена преобразование ее систематического состава шло двумя путями. Очень ярко выступает как доминирующий процесс выпадения из состава флоры ее термофильных элементов. Значительно более скромную роль играет процесс появления новых, ранее не существовавших здесь родов. При этом можно предполагать, что данные, приведенные на схеме, показывают значение второго процесса в несколько преувеличенном виде. Несомненно, что многие роды, например из семейства Rosaceae (такие, как *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Rubus*, *Amelanchier*) или из семейства Leguminosae (такие, как *Sophora* или *Gleditschia* и др.), являющиеся достаточно древними, на Русской равнине в действительности существовали значительно раньше, чем это устанавливается имеющимися палеоботаническими данными. Так как количество родов древесных пород и кустарников, «появляющихся» выше сарматского яруса, очень невелико, и все основные роды современной лесной флоры установлены на Русской равнине уже в нижнемiocеновых отложениях, то очевидно, что для освещения интересующей нас проблемы о границе между третичной и четвертичной системами решающее значение будет иметь анализ именно первого из отмеченных процессов — процесса выпадения термофильных элементов.

Для удобства анализа количественной стороны этого процесса данные об общем числе родов (т. е. как непосредственно определенных, так и тех, присутствие которых вполне вероятно) во всей флоре каждого из горизонтов и в составе выделяющихся в ней географических групп родов приведены в табл. 4 и на диаграмме (фиг. 16).

Все эти материалы показывают, что объем первых двух географических групп родов (панголарктических и американо-евразийских), начиная с миоцена, почти не подвергался изменениям, в то время как в остальных пяти группах эти изменения очень велики. Таким образом, получается, что своеобразие и особенности ископаемых флор каждого из охарактеризованных стратиграфических горизонтов в значительной мере определяются степенью участия представителей родов этих семи групп.

Схема II

Распределение родов верхнекайнозойских флор по стратиграфическим горизонтам

Географические группы родов	Роды	Отделы и ярусы											
		олигоцен	нижний миоцен	тортоносский	сарматский	моготический	понтический	гуммерийский	акчагыльский	ашперонский	бакский	окско-днепровский	днепровско-валдайский
Голарктические роды	Цанголарктические	<i>Pinus</i>											
		<i>Larix</i>											
		<i>Picea</i>											
		<i>Abies</i>											
		<i>Juniperus</i>											
		<i>Populus</i>											
		<i>Salix</i>											
		<i>Betula</i>											
		<i>Alnus</i>											
		<i>Spiraea</i>											
		<i>Cotoneaster</i>											
		<i>Sorbus</i>											
		<i>Crataegus</i>											
		<i>Rubus</i>											
		<i>Rosa</i>											
		<i>Prunus</i>											
		<i>Euonymus</i>											
		<i>Rhamnus</i>											
		<i>Daphne</i>											
		<i>Cornus</i>											
		<i>Andromeda</i>											
		<i>Sambucus</i>											
		<i>Viburnum</i>											
		<i>Lonicera</i>											
		<i>Myrica</i>											
	Американо-евроазиатские	<i>Carpinus</i>											
		<i>Corylus</i>											
		<i>Quercus</i>											
		<i>Ulmus</i>											
		<i>Acer</i>											
		<i>Tilia</i>											
		<i>Frazinus</i>											
		<i>Taxus</i>											
		<i>Ilex</i>											
		<i>Fagus</i>											
		<i>Hedera</i>											
	Американо-средиземноморско-азиатские	<i>Pyrus</i>											
		<i>Vitis</i>											
		<i>Flacagnus</i>											
		<i>Pterocarya</i>											
		<i>Yuglans</i>											
		<i>Morus</i>											

НИЖНЯЯ ГРАНИЦА ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

73

С х е м а II (продолжение)

Географические группы родов	Роды	Отделы и ярусы												
		олигоцен	нижний миоцен	торгонский	сарматский	моетический	понтический	киммерийский	акчагыльский	апшеронский	бачинский	окско-днепровский	днепровско-валдайский	голецен
Голарктические роды	Американо-средиземноморско-азиатские	<i>Ostrya</i>												
		<i>Castanea</i>												
		<i>Zelcova</i>												
		<i>Liquidambar</i>												
		<i>Cotinus</i>												
		<i>Rhus</i>												
		<i>Staphylea</i>												
		<i>Arbutus</i>												
		<i>Celtis</i>												
		<i>Fucus</i>												
		<i>Laurus</i>												
		<i>Parrotia</i>												
		<i>Platanus</i>												
		<i>Amelanchier</i>												
		<i>Gleditschia</i>												
		<i>Sophora</i>												
		<i>Diospyros</i>												
		<i>Apocynum</i>												
		<i>Smilax</i>												
		<i>Cersis</i>												
<i>Buxus</i>														
<i>Cupressus</i>														
<i>Chamaecrops</i>														
Голарктические роды	Американо-восточноазиатские	<i>Tsuga</i>												
		<i>Carya</i>												
		<i>Menispermum</i>												
		<i>Chamaecyparis</i>												
		<i>Libocedrus</i>												
		<i>Nyssa</i>												
		<i>Dicervilla</i>												
		<i>Liriodendron</i>												
		<i>Aralia</i>												
		<i>Magnolia</i>												
		<i>Benzoin</i>												
		<i>Fothergilla</i>												
		<i>Cassia</i>												
		<i>Celastrus</i>												
		<i>Sapindus</i>												
		<i>Ziziphus</i>												
		<i>Sassafras</i>												
		<i>Torreya</i>												
		<i>Thuja</i>												
		<i>Pasania</i>												

Схема II (продолжение)

Географические группы родов	Роды	Отделы и ярусы												
		олигоцен	нижний миоцен	тортоносский	сарматский	мэотический	понтический	киммерийский	акчагыльский	апшеронский	балинский	ококо-днепровский	днепровско-валдайский	голоцен
Голарктические роды	Востоноазиатские	<i>Keteleeria</i>												
	<i>Sciadopytis</i>													
	<i>Glyptostrobus</i>													
	<i>Actinidia</i>													
	<i>Trachycarpus</i>													
	<i>Cercidiphyllum</i>													
	<i>Misromeles</i>													
	<i>Firmiana</i>													
	<i>Acanthopanax</i>													
	<i>Pseudolarix</i>													
	<i>Engelhardtia</i>													
	<i>Eucommia</i>													
	<i>Ailantus</i>													
	<i>Cryptomeria</i>													
	<i>Platicarya</i>													
	<i>Grewia</i>													
	<i>Hamamelis</i>													
Голарктические роды	Североамериканские	<i>Sequoia</i>												
	<i>Taxodium</i>													
	<i>Robinia</i>													
	<i>Bumelia</i>													
	<i>Sabal</i>													
Голарктические роды	Палеоарктические, южноазиатско-американские и австралийско-африканские	<i>Persea</i>												
	<i>Daphnogene</i>													
	<i>Machaerium</i>													
	<i>Anacardium</i>													
	<i>Sterculia</i>													
	<i>Alangium</i>													
	<i>Rauwolfia</i>													
	<i>Olea</i>													
	<i>Cinnamomum</i>													
	<i>Capparis</i>													
	<i>Myrsine</i>													
	<i>Echitonium</i>													
	<i>Podocarpus</i>													
	<i>Dacrydium</i>													
	<i>Agathis</i>													
	<i>Araucaria</i>													
	<i>Frenela</i>													
	<i>Persoonia</i>													

Схема II (окончание)

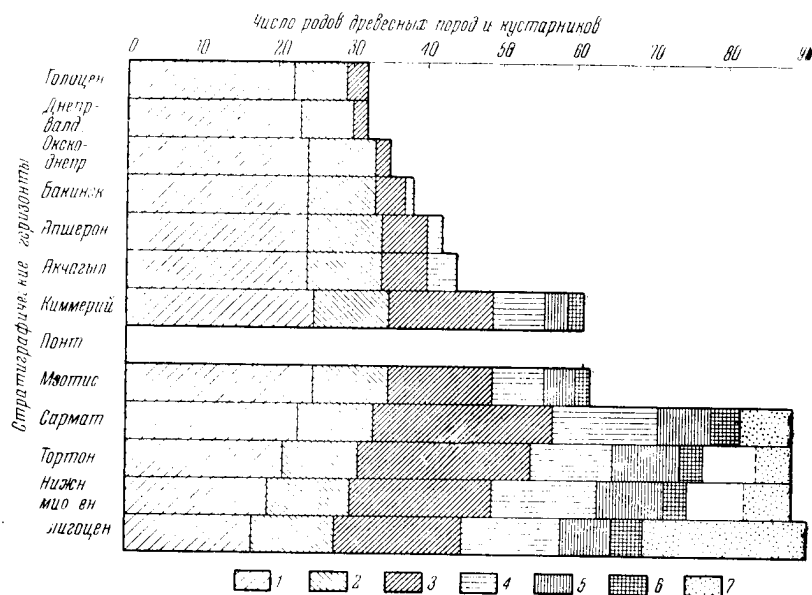
Тропические роды Центроамериканские, южноазиатско-американские и австралийско-африканские	Географические группы родов	Роды	Отделы и ярусы												
			олигоцен	нижний миоцен	тортонский	сарматский	мэотический	попелчевский	киммерийский	акчагыльский	апшеронский	бакинский	окско-днепровский	днепровско-валдайский	голоцен
	<i>Grevillea</i>														
	<i>Hakea</i>														
	<i>Lomatia</i>														
	<i>Banksia</i>														
	<i>Oreodaphne</i>														
	<i>Pittosporum</i>														
	<i>Acacia</i>														
	<i>Myrtus</i>														
	<i>Eucalyptus</i>														

Таблица 4

Изменение числа родов в составе географических групп родов, составляющих верхнекайнозойские флоры

Отделы и ярусы	Группы голарктических родов						Группы тропических родов			Всего	Участие в составе флоры термифильных эвтропических родов, %	Участие в составе флоры широколиственных тропических родов, %
	палеоголарктические	американо-евразийские	американо-средиземноморско-азиатские	американо-восточноазиатские	восточноазиатские	североамериканские	палеотропические	южно-азиатско-американские	австралийско-африканские			
Голоцен	22	7	3	—	—	—	—	—	—	32	0	70
Днепровско-валдайский	23	7	2	—	—	—	—	—	—	32	0	70
Окско-днепровский	24	9	2	—	—	—	—	—	—	35	6	67
Бакинский	24	9	4	1	—	—	—	—	—	38	18	61
Апшеронский	24	10	6	2	—	—	—	—	—	42	24	57
Акчагыльский	24	10	6	4	—	—	—	—	—	44	25	54
Киммерийский	25	10	14	7	3	2	—	—	—	61	43	41
Мэотический	25	10	14	7	4	2	—	—	—	62	44	40
Сарматский	23	10	23	14	8	4	4	3	—	89	63	26
Тортонский	21	10	23	11	9	3	3	2	—	82	63	26
Нижний миоцен (аквитан)	19	11	19	14	9	3	5	3	1	84	65	23
Олигоцен	17	11	17	13	7	4	9	5	10	93	70	18

Наиболее древняя из рассмотренных нами флор — олигоценовая — является вместе с тем и наиболее богатой в систематическом отношении. Самой значительной группой в ее составе является группа тропических родов (24 рода). Очень велика роль термофильных экзотов, которые в совокупности составляют 70% общего числа родов, установленных в этой флоре. Переход от олигоцена к нижнему миоцену (аквитану) является первым, отмечаемым приведенными материалами переломным моментом в процессе изменения флоры юга Русской равнины. Он характеризуется прежде всего резким сокращением роли тропических и субтропических родов (с 24 до 9), некоторым сокращением общего числа родов (до 84).



Фиг. 16. Изменения в соотношениях географических групп родов в верхнекайнозойских флорах южной части Русской равнины.

Голарктические роды: 1 — широко распространенные; 2 — американо-евроазиатские; 3 — американо-средиземноморско-азиатские; 4 — американо-восточноазиатские; 5 — восточноазиатские; 6 — североамериканские. Тропические роды: 7 — палеоарктические, южноазиатско-американские, австралийские и африканские.

причем из состава флоры Русской равнины выпадают 20 родов. Одновременно происходит и увеличение роли III группы — американо-средиземноморско-азиатских родов. Последняя особенность сохраняется во всех миоценовых флорах, до сарматской включительно.

Все миоценовые флоры — аквитанская, тортонская и сарматская — в общих своих чертах очень сходны. Количество родов колеблется от 82 до 89, термофильные экзотические элементы составляют от 63 до 65%, преобладающее положение занимают две группы родов: американо-средиземноморско-азиатских и палеоарктических. Переход от сарматского яруса к мэотическому представляет собой второй резкий переломный момент в процессе формирования флоры юга Русской равнины и может быть принят за границу между миоценом и плиоценом. Как известно, стратиграфическое положение мэотиса до сих пор не очень ясно: некоторые исследователи относят его к миоцену, в то время как другие причисляют его к плиоцену. На этом рубеже, насколько можно судить

по опубликованным палеоботаническим материалам, исчезает очень большое число родов. Конечно, учитывая относительно слабую изученность мэотической флоры, нельзя исключить возможность, что дальнейшие исследования приведут к открытию в ее составе еще некоторого числа родов, найденных в сарматских отложениях. Однако общий умеренный облик мэотической флоры все же является надежным указанием на значительное отличие ее от сарматской флоры. В состав мэотической флоры из сарматской не переходят представители 31 рода, относящихся к 20 семействам, из которых 9 семейств также не встречается выше отложений сарматского яруса.

<i>Palmae</i> *	<i>Robinia</i>	<i>Fothergilla</i>
<i>Trachycarpus</i>	<i>Machaerium</i>	Rhamnaceae
Ulmaceae	Anacardiaceae	<i>Ziziphus</i>
<i>Celtis</i>	<i>Anacardium</i>	Sterculiaceae *
Moraceae	Celastraceae	<i>Sterculia</i>
<i>Ficus</i>	<i>Celastrus</i>	<i>Firmiana</i>
Trochodendraceae *	Sapindaceae *	Araliaceae
<i>Cercidiphyllum</i>	<i>Sapindus</i>	<i>Acanthopanax</i>
Platanaceae *	Magnoliaceae	Cornaceae
<i>Platanus</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Alangium</i>
Rosaceae	Lauraceae *	Sapotaceae *
<i>Micromelaes</i>	<i>Persea</i>	<i>Bumelia</i>
<i>Amelanchier</i>	<i>Benzoin</i>	Ebenaceae *
Leguminosae	<i>Laurus</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Gleditschia</i>	<i>Daphnogene</i>	Apocinaceae *
<i>Cassia</i>	Hamamelidaceae	<i>Rauwolfia</i>
<i>Sophora</i>	<i>Parrotia</i>	<i>Apocinum</i>

Примечание. Звездочкой здесь и в дальнейших списках отмечены семейства, не переходящие в следующий горизонт.

Таким образом, на этом рубеже исчезают все тропические и субтропические роды; количество родов в III, IV, V и VI группах сокращается почти в два раза; сильно возрастает относительная роль палеогларктических родов, которые здесь составляют уже 40% общего числа родов мэотической флоры; доля участия термофильных экзотов, представленных 25 родами, падает с 63 до 44%. Все это сообщает переходу от сарматской флоры к мэотической вид ярко выраженного перелома, «скачка».

Флора киммерийского яруса по всем показателям очень близка к мэотической. Из состава последней в киммерийскую флору не переходят лишь четыре рода, относящиеся к четырем семействам, из которых 3 последние на этом рубеже также исчезают из флоры Русской равнины.

Menispermaceae	Magnoliaceae *	<i>Actinidia</i>
<i>Sinomenium</i>	<i>Liriodendron</i>	Araliaceae *
	Dilleniaceae *	<i>Aralia</i>

Третий резкий перелом в процессе изменения состава флоры относится, как уже отмечалось, к переходу от киммерийского яруса к акчагыльскому. На этом рубеже из флоры южной части Русской равнины вы-

падают 17 родов, относящихся к 13 семействам, из которых 6 семейств в более молодых отложениях уже больше не отмечаются.

Pinaceae	Betulaceae	Staphyleaceae *
<i>Keteleeria</i>	<i>Ostrya</i>	<i>Staphylea</i>
Taxodiaceae *	Fagaceae	Nyssaceae *
<i>Sciadopitis</i>	<i>Castanea</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Sequoia</i>	Ulmaceae	Ericaceae
<i>Taxodium</i>	<i>Zelcowa</i>	<i>Arbutus</i>
<i>Glyptostrobus</i>	Hamamelidaceae *	Caprifoliaceae
Cupressaceae	<i>Liquidambar</i>	<i>Diervilla</i>
<i>Libocedrus</i>	Anacardiaceae *	
Myricaceae *	<i>Cotinus</i>	
<i>Myrica</i>	<i>Rhus</i>	

Здесь из состава флоры полностью выпадают восточноазиатские роды (V группа) и североамериканские (VI группа), происходит дальнейшее сильное сокращение количества американско-восточноазиатских и американско-средиземноморско-азиатских родов. Наряду с этим, значительно увеличивается роль панголарктических родов, доля участия которых в акчагыльской флоре достигает 54%. Уменьшается как общее число родов — с 61 до 44, так и участие термофильных экзотов, количество которых составляет в совокупности всего 25% общего числа отмеченных здесь родов (в киммерийском ярусе — 43%). Выше этого уровня сколько-нибудь резких изменений в составе лесной флоры южной части Русской равнины уже не отмечается. Происходит лишь постепенное уменьшение числа родов как в пределах отдельных географических групп, так и во флоре в целом, а также снижение участия термофильных экзотов. Одновременно постепенно возрастает значение панголарктических родов.

Общее число родов в апшеронской флоре лишь немного меньше, чем в акчагыльской; доля участия термофильных экзотов также остается почти неизменной. Из состава флоры исчезают лишь два рода и одно семейство:

Cupressaceae	Menispermaceae *
<i>Chamaecyparis</i>	<i>Menispermum</i>

Незначительны изменения в составе флоры и при переходе от апшеронского яруса к бакинскому. Здесь исчезают четыре рода и одно семейство.

Juglandaceae	Moraceae *
<i>Carya</i>	<i>Morus</i>
Fagaceae	Vitaceae
<i>Fagus</i>	<i>Vitis</i>

В отношении рода *Vitis* вопрос не совсем ясен. Находки винограда в отложениях более молодых, чем апшеронские, в пределах Русской равнины не известны, что же касается участия этого рода в современной флоре, то мнения в этом отношении весьма разноречивы. До сих пор остается недоказанным, является ли виноградная лоза, произрастающая в единичных экземплярах в пойменных зарослях приустьевых частей долины Днестра и Днестра, диким или только одичавшим растением.

Общее число родов во флоре уменьшается очень незначительно, роль панголарктических родов увеличивается также незначительно (до 61%),

Т а б л и ц а 5

ЛИКОВЫЕ ГРАНИЦА ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

70

несколько более заметно снижение участия термофильных экзотических элементов (с 24 до 18%).

Аналогичную картину мы наблюдаем и при переходе от бакинской флоры к флоре окско-днепровских межледниковых отложений. Здесь отмечается выпадение трех родов и одного семейства.

Pinaceae	Juglandaceae *
<i>Tsuga</i>	<i>Pterocarya</i>
	<i>Juglans</i>

Таким образом, на этом стратиграфическом уровне с исчезновением тсуги (американо-восточноазиатский род) происходит окончательное выпадение группы родов, не представленных в современной флоре деревьев и кустарников южной части Русской равнины. Наряду с этим, наблюдается значительное уменьшение количества термофильных экзотов (с 18 до 6%).

Отличия флоры днепровско-валдайской эпохи от флоры окско-днепровского межледниковья также незначительны. Наиболее существенное различие заключается в исчезновении последних представителей термофильных экзотических элементов, которые во флоре окско-днепровской эпохи еще были представлены родами *Taxus* и *Picea*.

Для удобства сравнения все охарактеризованные изменения флоры на стратиграфических рубежах, начиная от сарматского яруса и выше, приведены в табл. 5.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ГРАНИЦЫ МЕЖДУ ТРЕТИЧНОЙ И ЧЕТВЕРТИЧНОЙ СИСТЕМАМИ ПО ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Рассматривая все приведенные выше данные с точки зрения проблемы стратиграфического положения границы между третичной и четвертичной системами, мы можем прийти к следующим выводам.

Прежде всего приходится отметить, что при учете всех известных нам палеоботанических материалов мы не можем установить наличие каких-либо существенных изменений в составе флоры Русской равнины на том рубеже, который многие исследователи принимают за границу между третичным и четвертичным периодами, т. е. на границе аншеронского и бакинского веков.

Приведенные выше данные подтверждают, что различия в составе флоры древесных пород и кустарников аншеронского и бакинского горизонтов очень незначительны¹, и, что самое главное, как по своему характеру, так и по масштабам они вполне сравнимы с различиями, например между акчагыльской и аншеронской флорами или между флорой окско-днепровской и днепровско-валдайской межледниковых эпох. Следовательно, проведение стратиграфической границы между третичной и четвертичной системами по границе аншеронских и бакинских отложений имеющимся палеоботаническим данным не может быть обосновано.

Анализ фактического материала показывает, что даже в том случае, если мы станем на такую точку зрения, согласно которой граница между третичным и четвертичным периодами представляет собой очень постепенный переход, мы не сможем считать, что его поворотный пункт приходится

¹ Судя по данным П. А. Никитина (1933) и П. И. Дорофеева (1956а) сколько-нибудь существенных различий не удается обнаружить и во флоре водных и наземных травянистых растений; см. также данные о флоре пагавских глин, приводимые В. И. Барановым (1954).

в основном на границу между апшеронским и бакинским ярусами. Наряду с этим, приведенный выше анализ данных по ископаемой флоре южной части Русской равнины показывает наличие трех резко выраженных переломных моментов в процессе ее формирования, которые естественно связывать со стратиграфическими рубежами большого значения.

Первый рубеж резкого изменения флоры, приуроченный к переходу от олигоцена к миоцену. На этом рубеже наблюдается: а) выпадение из состава флоры 7 семейств и 20 родов и б) резкое сокращение участия во флоре Русской равнины тропических и субтропических родов.

Второй рубеж не менее резкого изменения состава флоры, совпадающий с переходом от сармата к эоцену. Здесь: а) из состава флоры выпадает 9 семейств и 31 род, б) полностью исчезают тропические и субтропические роды, участие в составе флоры термофильных родов сильно уменьшается, а палеоарктических возрастает и в) резко увеличивается роль родов, в настоящее время распространенных в Средиземноморье.

Третий рубеж, на котором происходит последнее значительное и резкое изменение флоры, приходящийся на переход от киммерийского яруса к акчагыльскому. Этот рубеж характеризуется: а) выпадением из состава флоры 6 семейств и 17 родов; б) исчезновением из флоры Русской равнины восточноазиатских и североамериканских родов древесных пород и кустарников и в) установлением господствующего положения в составе флоры палеоарктических родов и резким уменьшением роли термофильных экзотов.

Стратиграфическое значение первого из указанных рубежей достаточно ясно: он представляет собой границу между палеогеном и неогеном. В отношении же двух других рубежей положение не является столь ясным и определенным.

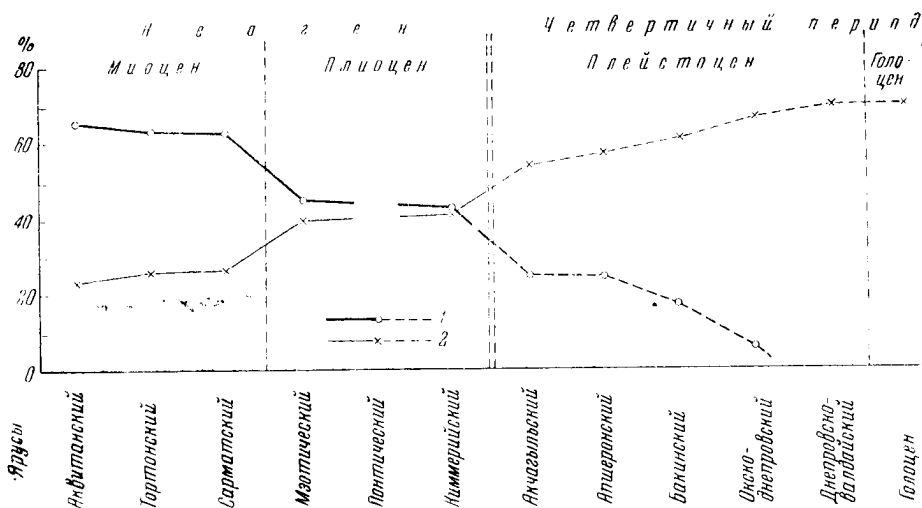
С точки зрения представлений, которые можно считать общепринятыми, второй рубеж следует признать за границу между миоценом и плиоценом. Хотя мнение о принадлежности эоценского яруса к плиоцену разделяется далеко не всеми геологами и палеонтологами, однако это обстоятельство не может являться для нас поводом к другой трактовке стратиграфического значения этого ярко выраженного рубежа в истории флоры Русской равнины.

Что же касается третьего рубежа, представляющего собой последний резко выраженный перелом, он может быть истолкован лишь как граница между плиоценом и плейстоценом. Такой вывод о стратиграфическом значении этого рубежа является единственным выводом, который может быть сделан на основании имеющихся в настоящее время палеоботанических материалов. Необоснованность помещения границы плиоцена и плейстоцена между апшеронским и бакинским ярусами была нами уже отмечена.

Вместе с тем приведенные выше палеоботанические материалы еще не дают прямого ответа на вопрос о положении границы между третичной и четвертичной системами. В самом деле, изменения ископаемой флоры при переходе от сармата к эоцену выражены значительно резче в отношении числа исчезающих из ее состава семейств и родов, чем при переходе от киммерийского яруса к акчагыльскому, и остается неясным, почему мы должны эту более четко выраженную в палеоботанических материалах границу принимать за границу между отделами внутри системы, а выраженную менее резко — за границу между системами.

Для того чтобы ответить на этот вопрос, правомерность постановки которого для исследователей, стоящих (подобно В. И. Громову) на позициях приоритета палеонтологических критериев при проведении страти-

графических границ, является несомненной, необходимо выяснить, что же реально представляют собой отмеченные выше изменения ископаемой флоры и с какими изменениями физико-географических условий они должны были быть связаны.



Фиг. 17. Участие термофильных экзотических родов и широко распространенных панголарктических родов в неогеновых и четвертичных флорах южной части Русской равнины.

1 — термофильные экзотические роды; 2 — широко распространенные панголарктические роды

Прежде всего обратимся к графику (фиг. 17), показывающему изменения в соотношениях основных компонентов ископаемой флоры. В палеоботанической практике для определения относительного возраста ископаемых флор уже давно применяется определение соотношения между экзотическими и туземными элементами. Учитывая специфику анализируемого нами материала (родовой состав ископаемых флор), мы несколько видоизменим объем этих групп и рассмотрим соотношение экзотических термофильных родов и родов панголарктических.

Приводимый нами график (фиг. 17) вполне отчетливо показывает, что панголарктические роды, столь типичные для современной флоры Русской равнины, начинают занимать господствующее положение в составе флоры, лишь начиная с акчагыльских отложений. Во флоре мэотиса и киммерийского яруса, несмотря на то, что количество термофильных экзотов по сравнению с их количеством в сарматских отложениях резко сократилось, панголарктические роды не являлись определяющим компонентом флоры. Таким образом, второй из отмеченных нами рубежей, хотя и представляет собой несомненно важный этап в историческом процессе формирования флоры Русской равнины, все же не может рассматриваться как отрезок времени, начиная с которого эта флора стала приобретать свой современный систематический состав.

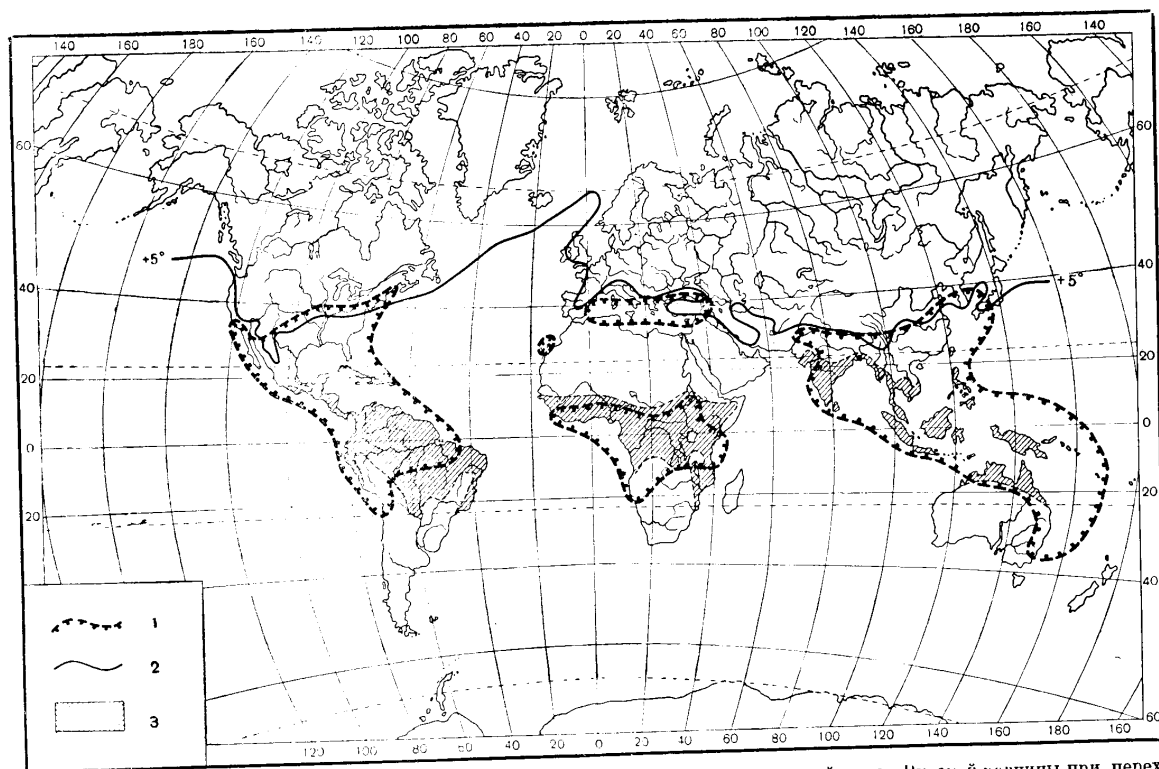
Попробуем теперь, хотя бы в самых общих чертах, восстановить те изменения климатических условий на Русской равнине, с которыми должны были быть связаны отмеченные резкие изменения состава ее флоры. Рассмотрим с этой целью климатические условия тех территорий, на которых в настоящее время распространены представители родов, исчезаю-

щих из состава флоры Русской равнины, во-первых, на границе сармата и мзотиса и, во-вторых, на границе киммерийского и акчагыльского ярусов. При этом мы приводим самую общую характеристику, преимущественно в отношении термического режима как наиболее важного элемента климата с точки зрения интересующей нас проблемы. Более детальное рассмотрение климатических условий, а тем более всесторонний анализ их, для нашей цели не имеет смысла. Следует иметь в виду, что амплитуда колебаний климатических условий, допускающих обитание рода, как правило, значительно шире амплитуды колебания этих условий, допускающих обитание каждого из входящих в его состав видов. Таким образом, рассматривая климатические условия, характеризующие области распространения этих родов в настоящее время, мы можем рассчитывать, что фактически достаточно уверенно могут быть намечены лишь экстремальные значения элементов, характеризующие климат Русской равнины в соответствующие эпохи.

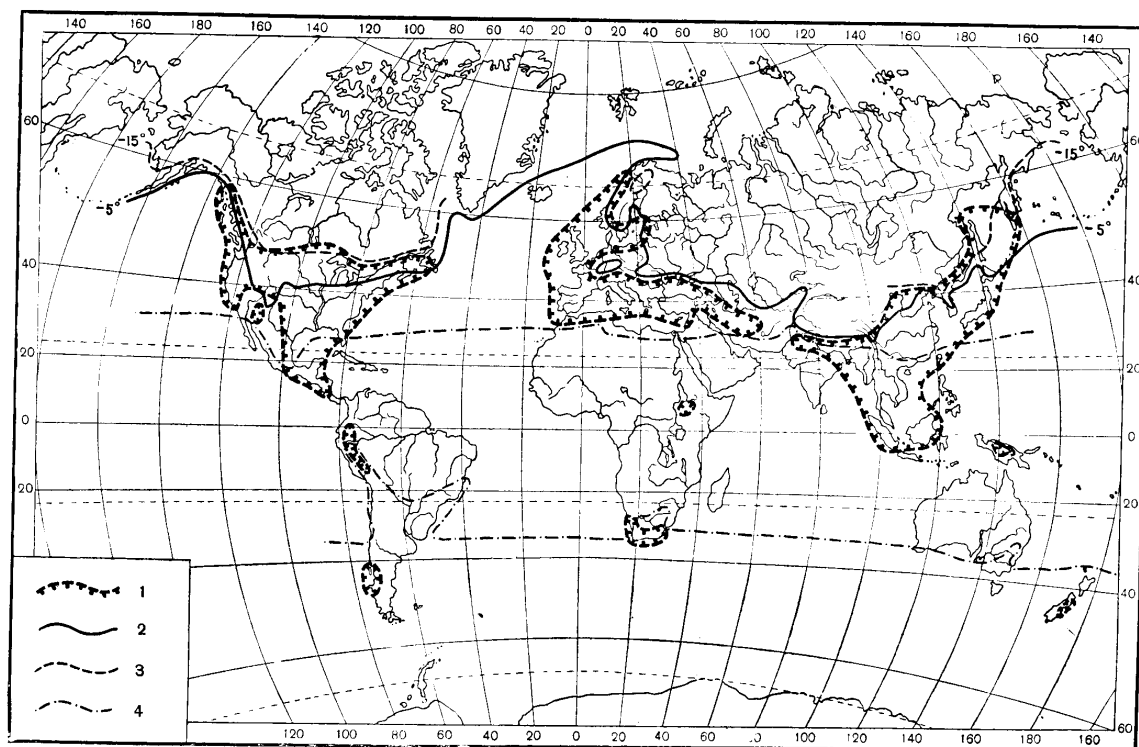
Учитывая сказанное, мы ограничимся выяснением лишь одной величины — предельного значения минимальных зимних температур в областях обитания названных выше групп родов. Как известно, эти температуры являются одним из основных климатических факторов, определяющих северную границу распространения большинства термофильных древесных пород и кустарников (например, широколиственные древесные породы, входящие в современную флору Русской равнины, не распространяются севернее областей, ограниченных январской изотермой -20° на североамериканском материке и -25° на евразийском).

При переходе от сарматского яруса к мзотическому, как уже отмечалось, из состава флоры выпадает 31 род, перечень которых приведен выше. Некоторые из этих родов включают очень большое число видов, например *Ficus* (около 500 видов), *Cassia* (около 450 видов), *Diospyros* (больше 200 видов), и обладают огромными ареалами. Мы исключаем эти роды из дальнейшего рассмотрения, так как в ископаемых флорах Русской равнины они были представлены лишь единичными видами, и, естественно, характеристика климатических условий, существующих на площади всего ареала каждого из этих родов, не может содействовать правильной оценке тех климатических условий, в которых существовали включающие их флоры. Если же проследить современное распространение остальных родов, имеющих или ограниченное количество видов, или не слишком обширные ареалы, то мы получим картину, показанную на карте (фиг. 18). Эти роды распространены в южной части Северной Америки и в тропической части Южной Америки, затем в экваториальной части Африки, в Средиземноморье и, наконец, в южной части Азии и в тропической части Австралии. При всем разнообразии климатических условий указанных территорий здесь наблюдаются и некоторые общие черты. Основным является то, что в большей своей части эти территории представляют области, для которых характерно отсутствие выраженной термической сезонности (Кеппен, 1938). Вторая общая черта заключается в том, что северная граница их ареала довольно близко совпадает с положением январской изотермы $+5^{\circ}$. Лишь в нескольких пунктах эта граница достигает положения нулевой изотермы января.

Исходя из этого, мы можем с достаточным основанием полагать, что вымирание всех указанных родов в южной части Русской равнины было связано в числе прочих причин и с тем, что в конце сармата или в начале мзотического века здесь установился климат, препятствовавший их существованию, в частности, характеризовавшийся термической сезонностью — хорошо выраженным, хотя и безморозным, зимним периодом. По-види-



Фиг. 18. Современное распространение родов, представители которых вымерли в южной части Русской равнины при переходе от сармата к мзотису.
1 — современный ареал; 2 — январская изотерма +5°; 3 — области с невыраженной термической сезонностью.



Фиг. 19. Современное распространение родов, представители которых вымерли в южной части Русской равнины в начале акчагыльского века.
1 — современный ареал, 2 — январская изотерма — 5°; 3 — январская изотерма — 15°; 4 — экваториальная граница выпадения снега.

тому, установившийся в мзотисе на Русской равнине климат следует отнести к группе умеренно теплых климатов по классификации В. Кеппена (т. е. к группе климатов с температурой самого холодного месяца от -3° до $+18^{\circ}$).

При переходе от киммерийского яруса к акчагыльскому из состава флоры южной части Русской равнины выпадает 17 родов, перечень которых приведен выше. Из их числа только один род — *Rhus* — включает большое число видов (приблизительно 120), распространенных на весьма значительной территории. Поэтому этот род мы также исключаем из дальнейшего рассмотрения, тем более, что в литературе имеются лишь очень приблизительные данные о границах его ареала. Современное распространение остальных 16 родов показано на карте (фиг. 19).

Климатические условия территорий, на которых распространены современные представители этих родов, тоже весьма разнообразны, но в отношении термического режима имеют и общие черты. Южная граница этих территорий (в южном полушарии — северная) довольно близко совпадает с экваториальной границей выпадения снега¹, по карте В. Кеппена (1933), а северная граница — с изотермой января — 5° (в Европе) и -15° (в Северной Америке и восточной Азии). Таким образом, мы можем считать, что исчезновение этих родов на Русской равнине произошло потому, что с началом акчагыльского века в южной части Русской равнины установился климат с достаточно низкими зимними температурами (ниже -15°), т. е. климат, относящийся по классификации В. Кеппена к группе бореальных климатов.

Судя по сходству флоры киммерийского яруса с мзотической флорой, можно предполагать, что установившийся на Русской равнине с конца сармата умеренно теплый климат не подвергался существенным изменениям вплоть до акчагыльского века, к началу которого, возможно, относится эпоха первого значительного похолодания и, безусловно, установление здесь бореального климата, характерного в настоящее время для большей части внетропической Евразии.

Сопоставляя данные по характеру изменения общего облика ископаемой флоры и данные о климатических условиях, с которыми эти изменения были связаны, мы должны будем прийти к заключению, что эти материалы приводят к аналогичным выводам и делают наиболее обоснованным отнесение границы между третичной и четвертичной системами (периодами) к границе между плиоценом и плейстоценом. Именно на этом рубеже флора по своему общему характеру становится близкой к современной флоре Русской равнины, а в климате появляются черты, характерные для современных климатических условий — длительные зимы со значительными морозами. Флора плиоцена, так же, как и термические особенности климата этой эпохи, явно сближает плиоцен с миоценом, несмотря на то, что палеоботанические материалы показывают наличие на этом рубеже очень резкого перелома.

ВЫВОДЫ

Изложенное выше позволяет сделать следующие выводы.

1. По вопросу о стратиграфическом положении границы между третичным и четвертичным периодами до сих пор нет единства мнений. Последнее в значительной мере связано с отсутствием единства представлений о тех признаках, которые должны быть положены в основу выделения чет-

¹ Исключение составляет лишь юго-восточная часть Азии, однако это не очень существенно, поскольку на эту территорию заходит только один из указанных 16 родов — *Nyssa*.

вертичного периода, как последнего периода геологической истории Земли.

Существующие представления сводятся к двум основным системам взглядов, которые могут быть охарактеризованы как палеогеографическая и палеонтологическая концепции. Согласно палеогеографической концепции, которая пользуется признанием значительного большинства как советских, так и зарубежных ученых и которая, с нашей точки зрения, является в данном случае единственно правильной, главнейшей особенностью четвертичного периода, позволяющей отделять его от неогена, следует признать возникновение материковых оледенений, захватывавших высокие и умеренные широты, и связанные с этим явлением изменения географической среды всего земного шара. Таким образом, нижнюю границу четвертичного периода (системы) следует проводить, опираясь на признаки соответствующего изменения географической среды, палеонтологические же данные, взятые сами по себе, не могут считаться в данном случае решающим критерием. С этой точки зрения предложение В. И. Громова о проведении нижней границы четвертичного периода по признаку появления современных подсемейств и родов млекопитающих и предковых форм человека не может быть принято.

2. Всесторонне обоснованное установление изменения географической среды, соответствующего первому, древнейшему оледенению (определяющего таким образом границу между третичным и четвертичным периодами), возможно лишь на базе широкого палеогеографического анализа. Однако, несмотря на обилие работ по четвертичному периоду, мы все же не располагаем необходимыми данными для подобного анализа. В связи с этим для предварительного решения вопроса может иметь значение рассмотрение ограниченного круга материалов, в частности палеоботанических.

3. Анализ имеющихся в литературе палеоботанических материалов по верхнекайнозойским отложениям южной части Русской равнины, несмотря на некоторую его неполноту (в частности отсутствие детально изученных разрезов, непосредственно вскрывающих контакт третичных и четвертичных отложений), позволяет сделать ряд выводов в отношении стратиграфического положения границы третичного и четвертичного периодов. В настоящей работе использованы материалы по 42 ископаемым флорам, относящимся ко времени от олигоцена до позднего плейстоцена включительно. Данные об изменении родового состава древесных пород и кустарников (форм наиболее реагирующих на изменение физико-географических условий) показывают, что исторический процесс формирования флоры Русской равнины шел в основном путем выпадения из ее состава термофильных экзотических родов и что этот процесс протекал с различной скоростью. Выделяются три эпохи резкого изменения состава флоры, разделенные длительными промежутками, в течение которых флора менялась сравнительно мало.

4. Рассматривая данные по ископаемым флорам с точки зрения их систематического состава, характера и соотношений слагающих их географических элементов, а также некоторых экологических особенностей входящих в них древесных пород и кустарников, можно сделать следующие выводы стратиграфического порядка.

Проведение границы между третичным и четвертичным периодами по границе аншеронских и бакинских отложений не может быть обосновано имеющимися палеоботаническими данными, так как с этим рубежом не связаны никакие сколько-нибудь существенные изменения флоры.

Рубежом, на котором происходит последнее крупное резко выраженное изменение состава флоры, связанное с установлением на юге Русской равнины климата, характеризующегося наличием зимнего периода с низкими отрицательными температурами, является начало акчагыльского века.

Имеются все основания считать этот рубеж за границу между плиоценом и плейстоценом и одновременно за границу между третичным и четвертичным периодами. Палеоботанические данные, которыми мы в настоящее время располагаем, не дают возможности наметить положение этой границы на каком-либо другом стратиграфическом рубеже.

5. Проведенный анализ палеоботанических материалов, включающих как все опубликованные, так и все известные нам неопубликованные данные при учете того положения стратиграфических рубежей, которое вытекает из результатов этого анализа, позволяет следующим образом охарактеризовать флору миоцена, плиоцена и плейстоцена Русской равнины.

Миоценовая флора характеризуется значительным преобладанием термофильных экзотических (для современной флоры) родов по сравнению с панголарктическими родами. В составе этой флоры большую роль играют роды, свойственные областям с невыраженной термической сезонностью.

Для плиоценовой флоры характерно примерно одинаковое участие двух названных групп родов. В ее состав входят роды, в настоящее время распространенные преимущественно в областях с умеренно теплым климатом, т. е. с температурой наиболее холодного месяца от -3 до $+18^{\circ}$.

Флора плейстоцена характеризуется резким преобладанием панголарктических родов и присутствием небольшого числа экзотических термофильных элементов только в нижне- и среднеплейстоценовой флоре. Термофильные элементы флоры представлены в основном родами, распространенными в настоящее время преимущественно в областях с бореальным климатом.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананова Е. Н. Новые данные о сарматской растительности в низовье Днепра. «Ботан. журнал», 1952, т. 37, № 2.
- Ананова Е. Н. Новые данные о флоре и растительности плиоцена. «Докл. АН СССР», 1954а, 96, № 3.
- Ананова Е. Н. Палинологические данные по вопросу о происхождении степей на юге Европейской равнины. «Ботан. журнал», 1954 б, т. 39, № 3.
- Ананова Е. Н. Флора и растительность района нижнего течения р. Камы в среднем плиоцене (по данным палинологического анализа). «Ботан. журнал», 1956, т. 41, № 7.
- Баранов В. И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Ч. 1. «Уч. зап. Казанск. гос. ун-та», т. 108, кн. 3, вып. 7, Ботаника. Казань, 1948; ч. 2, там же, т. 110, кн. 6, вып. 8, 1950; ч. 3, там же, т. 114, кн. 4, 1954.
- Васильев В. И. Новые ископаемые виды рода *Trapa* L. «Ботан. журнал», 1952, т. 37, № 2.
- Востряков А. В., Мизинев И. В., Москвитин А. И., Чигурьева А. А. Климатические условия акчагыла по новым палинологическим и микробиологическим исследованиям в южном Заволжье. «Докл. АН СССР», 1955, т. 105, № 1.
- Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. М., 1932.
- Горюцкий Г. И. О нижней границе четвертичного периода. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол.», 1956, т. 31, вып. 4.
- Гричук В. П. О пылевой флоре четвертичных отложений (лессов и других пород) юга Европейской части СССР. «Изв. АН СССР, серия геогр. и геофизич.», 1940, № 4.
- Гричук В. П. Растительность Русской равнины в нижне- и средне-четвертичное время. «Тр. Ин-та географии», т. 46. (Матер. по геоморф. и палеогеогр. СССР, вып. 3.) М. — Л., Изд-во АН СССР, 1950.

- Гричук В. П. Исторические этапы эволюции растительного покрова юго-востока Европейской части СССР в четвертичное время. «Тр. Ин-та географии», т. 50. (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 5.) М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.
- Гричук В. П. Материалы к палеоботанической характеристике четвертичных и плиоценовых отложений северо-западной части Прикаспийской низменности. «Тр. Ин-та географии», т. 61. (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 11.) М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Гриценко М. Н. и Глущенко Е. И. Флора кинельской толщи района Жигулей на Волге. «Докл. АН СССР», 1956, т. 106, № 6.
- Громов В. И. О границе между третичным и четвертичным периодами на XVIII Международном геологическом конгрессе 1948 г. «Бюлл. Комиссии по изуч. четвертичн. периода», 1950 а, № 15.
- Громов В. И. О верхней границе третичного периода. «Матер. по четвертичн. периоду СССР», вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950 б.
- Губонина З. П. К характеристике флоры антропогенных отложений Сарпинской низменности. «Тр. Ин-та географии», т. 61. (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 11.) М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Деревья и кустарники СССР, т. 1 и 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949 и 1952.
- Дорофеев П. И. Местичні рослини з околиць Одесси. «Ботанич. журнал АН УССР», 1951, т. 8, № 3.
- Дорофеев П. И. Местическая флора из окрестностей г. Одессы. «Флора и систематика высших растений», вып. 11. («Тр. Ботанич. ин-та», серия 1.) Л., Изд-во АН СССР, 1955 а.
- Дорофеев П. И. О находке понтической флоры на Украине. «Докл. АН СССР», 1955 б, т. 102, № 5.
- Дорофеев П. И. Плейстоценовые флоры нижней Волги и Ахтубы. «Ботанич. журнал», 1956 а, т. 41, вып. 6.
- Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре Самарской Луки. «Докл. АН СССР», 1956 б, т. 110, № 4.
- Заклинская Е. Д. Описание некоторых видов пыльцы и спор, выделенных из третичных отложений Пасековского карьера Воронежской области. «Тр. Ин-та геол. наук», вып. 142, геол. серия, № 59. М., Изд-во АН СССР, 1953 а.
- Заклинская Е. Д. К вопросу об основных этапах в развитии кайнозойской флоры юга Европейской части СССР на основании данных спорово-пыльцевых анализов. «Докл. АН СССР», 1953 б, т. 89, № 5.
- Заклинская Е. Д. Материалы к истории палеогеновой и неогеновой флор Северного Кавказа. «Вопр. петрогр. и минералогии», т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1953 в.
- Зауер В. В. Ископаемые виды рода *Cedrus* и их значение для стратиграфии континентальных отложений. «Материалы по палинологии и стратиграфии» (Тр. ВСЕГЕИ), М., 1954.
- Ильинская И. А. Монография рода *Pterocarya* Kunth. «Флора и систематика высших растений», вып. 10. («Тр. Ботан. ин-та, серия 1). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Кеппен В. Основы климатологии (климаты земного шара). М., 1938.
- Кирсанов Н. В. Плиоценовые глины в Татарской АССР. «Тр. Казанск. филиала АН СССР», Серия геол. наук, вып. 1. Казань, 1948.
- Коваль Я. М. Материалы для изучения полтавского яруса. 1. Новые данные о Тимском месторождении третичной флоры. «Уч. зап. Харьковск. гос. ун-та», т. 31. Зап. геол. фак-та, т. 10. Харьков, 1950.
- Колесников В. П. Верхний миоцен. В кн.: «Стратиграфия СССР», т. 12. Неоген. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Криштофович А. Н. О нахождении верхнетретичных растительных остатков в Херсонской губ. «Ежегодник по геологии и минералогии России», 1910, т. 12, № 5—6.
- Криштофович А. Н. Новые находки мелодой третичной и послетретичной флоры в южной России. «Зап. Новоросс. об-ва естествоиспыт.», 1912, т. 39.
- Криштофович А. Н. Последние находки остатков сарматской и мэотической флоры на юге России. «Изв. Акад. наук, серия 8», 1914, т. 8.
- Криштофович А. Н. Сарматская флора с р. Крынки. «Тр. Главн. геол. развед. управления», вып. 98. М.—Л., 1931.
- Криштофович А. Н. и Байковская Т. Н. Сарматские растения из Амвросиевки в Донецком бассейне. В кн.: «Вопросы литологии и стратиграфии СССР». М., Изд-во АН СССР, 1951.
- Лещенко Я. Ф. Про копальні рослини на долишньо-третинних пісковиках Волинні (Рижани, Воляниця, Рудия Баранівська). «Тр. Укр. наук.—досл. геол. ин-ту», т. 3. Київ, 1929.

- Литвиненко А. У. и Немкова В. К. К изучению остатков растительности в отложениях киммерийского яруса. «Докл. АН СССР», 1956, т. 107, № 2.
- Мазарович А. П. Геологическое строение Заволжья между г. Куйбышевом и Оренбургом. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол.», 1938, т. 14, вып. 6.
- Млапковский Е. В. Плиоценовые и четвертичные отложения Сызранского района. «Тр. Комиссии по изуч. четвертич. периода», т. 4, вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1935.
- Миртова А. В. Кинельские отложения Куйбышевской области. «Изв. Казанск. филиала АН СССР, Серия геол. наук», 1954, № 2.
- Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
- Никитин П. А. Четвертичные флоры Низового Поволжья. «Тр. Комиссии по изуч. четвертич. периода», т. 3, вып. 1. Л., Изд-во АН СССР, 1933.
- Николаев Н. И. О нижней границе четвертичной системы по данным анализа новейших тектонических движений. «Бюлл. Комиссии по изуч. четвертич. периода», 1950, № 15.
- Павлов А. П. Неогеновые и послетретичные отложения Южной и Восточной Европы. «Мемуары геол. отд. об-ва любит. естествозн., антропол. и этнографии», вып. 5. М., 1925.
- Пименова Н. В. Флора третичных песков и гравий правобережья УРСР. «Тр. Ин-ту геологич.», т. 12. Київ, АН УРСР, 1939 г.
- Пименова Н. В. Возраст полтавского песка района с. Шестеринцы. «Докл. АН СССР», 1939 б, т. 23, № 9.
- Пименова Н. В. Сарматская флора Амвросиевки. «Тр. Ин-та геол. наук. Серия стратигр. и палеонтол.», вып. 8. Киев, АН УССР, 1954.
- Покровская И. М. Результаты изучения спорово-пыльцевых комплексов майкопских отложений. В кн.: «Палеонтология и стратиграфия». М., 1953.
- Православлев П. А. Бакинские пласты в Низовом Поволжье. «Ежегодник по геологии и минералогии России», 1908, т. 10, вып. 1—2.
- Решение Всесоюзного совещания по общим вопросам стратиграфической классификации, состоявшегося во ВСЕГЕИ 17—22 января 1955 г. Л., 1955.
- Стратиграфические и геохронологические подразделения. М., 1954.
- Сукачев В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена. В кн. «Растительность СССР», т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.
- Чигурьева А. А. Материалы по третичной растительности Крынки и Зайсана. В кн.: «Конфер. по спорово-пыльц. анализу 1948 г. (Тезисы докладов)». М., 1948.
- Чигурьева А. А. О спорово-пыльцевом комплексе Крынки. «Тр. конфер. по спорово-пыльц. анализу 1948». М., 1950.
- Чигурьева А. А. Атлас микроспор из третичных отложений СССР. Харьков, 1956.
- Шафер В. Основы общей географии растений. М., 1956.
- C z e c z o t t o w a H. Srodkowo-miocenska flora Zalesie kolo Wisniowca — I. «Acta geologica Polonica», 1951, v. 2, № 3.
- D i e l s L. Pflanzengeographie. Berlin, 1929.
- G a m s H. Neue Beiträge zur Vegetations — und Klimageschichte der nord- und mitteleuropäischen Interglaziale. Experientia. 1954, v. 10, fas. 9.
- L o n a F. Contributi alla storia della vegetazione e del clima nella Val Padana. «Atti Soc. Ital. sci.», 1950, № 89.
- M o v i u s H. Villafranchian Stratigraphy in Southern and Southwestern Europe. «The Journ. of Geol.», 1949, v. 57, July.
- S c h m u c k e r T. La distribution des espèces. arborescentes de la zone septentrionale tempérée. Berlin, 1942.
- S z a f e r W. Flora Pliocenska z Krosienka n/Dunajcem. I część ogólna. «Rozprawy widzialu matematyczno—przyrodniczego. Polsk. Akad. Nauk», t. 72, dzial B, 1946 (seria III, t. 32). Kracow, 1946.
- S z a f e r W. Stratigrafia plejstocenu w Polsce na podstawie florystycznej. «Rocznik Polsk. Tow. Geol.», 1953, t. 22, zes. 1.
- S z a f e r W. Pliocenska flora okolic Czorzety i jej stosunek do plejstocenu (Inst. geol. Prace t. 11). Warszawa, 1954.
- V l o c k v a n d e r I. M. and F l o r s c h ü t z F. The paleontological base of the subdivision of the Pleistocene in the Netherlands (Verhandel, der Koninklijke Nederlandse Acad. van Wetensch). Amsterdam, 1953. Afd. Natuukkunde, Reeks. 1, Deel. 20, № 2.
- W o l d s t e d t P. Das Eiszeitalter. Stuttgart, 1954.
- W o l t e r s R. Nachweis der Günz—Eiszeit und der Günz—Mindel Wärmzwischenzeit am Niederrhein.—«Vorl. Mitteil.—Geol. Jahrbuch», Bd 65. Hannover, 1951.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1959

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск 77

З. И. ГУБОННА

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКОГО
ИЗУЧЕНИЯ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРА
ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Северо-западная часть Западной Сибири представляет собой область широкого развития четвертичных отложений, изучению которых уже давно уделяется много внимания. Вместе с тем палеоботанических материалов по этим отложениям опубликовано очень мало.

В 1955 г. мы произвели спорово-пыльцевой анализ ряда образцов¹ из буровых скважин в районе г. Салехарда, которые представляют почти весь разрез четвертичной толщи вплоть до подстилающих ее меловых отложений. При обработке этих материалов мы столкнулись с рядом трудностей, обусловленных сложным характером спорово-пыльцевых спектров и недостаточным количеством видовых определений. Поэтому полученные результаты следует считать предварительными.

Разрез плейстоценовых отложений, залегающих в районе г. Салехарда, рисуется по данным местных геологов в следующем виде (описание дается снизу вверх).

Салемальская толща	<ul style="list-style-type: none"> { Алевриты с прослоями суглинков. { Слоистые суглинки с гравием и галькой. { Пески тонкозернистые, кварцевые. { Суглинок лесчанистый с мелким, средним и крупным гравием. { Общая мощность около 80 м.
Сангомпанская толща	<ul style="list-style-type: none"> { Частое чередование слоев тонкозернистых песков и супесей. { Слоистые суглинки с гравием и галькой. { Частое чередование тонкозернистых песков и супесей. { Общая мощность около 45 м.

Стратиграфическое положение этих отложений и их возраст до сих пор не совсем ясны.

В опубликованных в начале 1956 г. тезисах докладов, прочитанных на Междуведомственном совещании по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири, выдвигается несколько различных схем стратиграфического расчленения четвертичных отложений. Попытка

¹ Образцы были предоставлены нам сотрудниками Гидропроекта.

взаимной увязки их приведена в докладе В. А. Зубакова (1956). В несколько сокращенном виде произведенные им сопоставления даны в ниже-следующей схеме.

Сопоставление местных стратиграфических схем ледниковой зоны Западно-Сибирской низменности
(по В. А. Зубакову, 1956)

В. Н. Сакс (низовья Енисей)		В. А. Зубаков (ледниковая зона приенисейской части Западной Сибири)		Г. И. Лазуков (среднее и нижнее течение Оби)	
Q_4	Современная эпоха	Q_4	Век поймы	Q_4	Формирование поймы
$Q_3^2 s$	Сартанское горное оледенение	Q_3^3	Сартанский век	Q_3	I надпойменная терраса Оби (похолодание)
$Q_3^2 (k)$	Каргинская ингрессия	Q_3^2, Q_3^3	Каргинский век		II надпойменная терраса Оби
$Q_3^1 (z)$	Зырянское оледенение	Q_3^1	Зырянский век		Зырянское оледенение
$Q_3^1 (k)$	Казанцевская тепловодная трансгрессия	$Q_3^1 - Q_3^2$	Казанцевский век (сангомпан)		Сангомпанская межледниковая трансгрессия
$Q_3^1 (s)$	Санчуговская холодноводная трансгрессия	Q_3^1	Таз-енисей-сале-санчуговский век	Q_2	Гляциально-морские трансгрессивные отложения (сале-санчуговские)
$Q_3^1 (m)$	Мессовские речные (и морские) пески	$Q_2 - Q_3^1$	Мессовско-пиртинский век		
Q_2	Максимальное оледенение	Q_2	Самаровский век		На юге самарская морена
	Глины Усть-Порта с морскими диатомовыми	$Q_1 - Q_2$	Тобольский век		Морские межледниковые на севере, «сильные суглинки» на юге
	Морена Усть-Порта	Q_1	Ярский век	Q_1	Древнее оледенение
		Q_0	Предледниковые		

Как видно из приведенной схемы, сангомпанскую толщу все авторы относят к верхнему плейстоцену, что же касается сале-мальной толщи, то возраст ее определяется по-разному. В. Н. Сакс и В. А. Зубаков относят ее к нижним горизонтам верхнего плейстоцена, а Г. И. Лазуков — к среднему плейстоцену (сопоставляя с самаровским оледенением средней части Западной Сибири). Местные геологи относят эту толщу также к среднему плейстоцену, но считают возможным рассматривать ее как образование более древнего возраста, давая ей предположительную датировку: Q_2 или $Q_1 - Q_2$.

Прежде чем перейти к изложению результатов проведенного нами спорово-пыльцевого анализа, остановимся на некоторых методических вопросах.

Во всех спорово-пыльцевых спектрах, полученных в результате анализа образцов, преобладает пыльца древесных пород, наряду с которой при-

существуют в большом количестве споры. Пыльца травянистых растений и кустарников содержится в значительно меньшем количестве. Состав спорово-пыльцевых спектров не остается постоянным и закономерно меняется по глубине.

Кроме пыльцы и спор растений, типичных для четвертичных отложений (таких, как сибирский кедр, сосна, карликовая березка, полыни, лебедовые), во всех образцах в значительном количестве присутствует пыльца, относящаяся к родам, характерным для третичных отложений. Так в большом количестве была встречена пыльца *Rhus*, *Ilex*, *Nyssa*, *Magnolia*, *Myrtus*, *Sequoia*, *Liquidambar* — растений тропических, субтропических и областей умеренных широт. Присутствие в спорово-пыльцевых спектрах пыльцы карликовой березки, полыни и других форм, не встречающихся в третичных отложениях, и отсутствие закономерности в изменениях состава пыльцы термофильных видов дает основание относить всю изученную толщу к плейстоцену, а пыльцевые зерна экзотических растений считать переотложенными, вымытыми из третичных отложений, широко распространенных в Западно-Сибирской низменности. Правильность такой трактовки результатов анализа подтверждается тем, что и в современных напластках Оби пыльца типичных третичных форм составляет до 30 % суммы пыльцы древесных пород.

К сожалению, во многих случаях пыльцу третичного возраста нельзя отделить от пыльцы четвертичного возраста, так как многие растения существовали и в конце третичного, и в четвертичное время, а степень сохранности пыльцевых зерен и спор того и другого возраста почти одинакова. Так, например, трудно определить, к какому комплексу принадлежат пыльцевые зерна таких родов, как *Pinus* и *Picea*. Это особенно затруднительно при отсутствии видовых определений, но даже если бы удалось выявить отдельные виды, затруднение полностью все же не исчезло бы, так как многие виды (например, *Pinus silvestris* L.) переходят из третичного периода в четвертичный. Установить принадлежность пыльцевых зерен термофильных растений, в частности таких, как *Quercus*, *Ulmus*, к различным комплексам также не представляется возможным.

Для того чтобы судить о степени участия в спорово-пыльцевых спектрах переотложенной пыльцы, мы определили соотношения между суммарным количеством пыльцы заведомо третичных экзотических растений и общей суммой пыльцы и спор.

Учитывая, что изучаемая толща представляет собой или аллювий Оби или же осадки, в формировании которых этот аллювий принимал участие, мы должны считаться с тем обстоятельством, что в составе спорово-пыльцевых спектров должны присутствовать комплексы пыльцы и спор различного происхождения. Так, кроме пыльцевых зерен, осевших из воздуха, во всех спорово-пыльцевых спектрах, несомненно, должно присутствовать какое-то количество пыльцы, принесенной водами Оби из более южных районов Западно-Сибирской низменности. Имеющиеся палеогеографические данные позволяют предполагать, что эти южные районы, по крайней мере в теплые эпохи плейстоцена, относились к двум ландшафтным зонам — лесной и степной. Следовательно, в составе спорово-пыльцевых спектров изучаемых нами отложений мы могли встретить пыльцевую продукцию не только лесной, но и степной растительности.

Об изменении роли пыльцы, принесенной водами Оби с юга в различные отрезки времени, можно судить по суммарному содержанию пыльцы травянистых ксерофитных растений (*Chenopodiaceae*, *Artemisia*, *Ephedra*), являющихся в основном элементами растительности степных ассоциаций, высчитанному по отношению к общему количеству пыльцы и спор. Это

положение является несколько условным, так как некоторые виды лебедовых и полыней встречаются и в более северных районах (на береговых обнажениях и т. д.), однако здесь участие их в растительном покрове совершенно ничтожно.

Учитывая географическое положение района, всю пыльцу тундровых форм следует считать местной. В качестве показателя степени участия в спорово-пыльцевых спектрах пыльцы, продуцируемой местной растительностью, можно принять кривую содержания пыльцы представителей семейства вересковых (*Ericaceae*), высчитанного также по отношению к общей сумме пыльцы и спор.

Подвергнутые анализу образцы были взяты из трех буровых скважин, заложенных на расстоянии не более 8—12 км одна от другой. В высотном отношении эти скважины дополняют друг друга. Так, скважина № 25 (от абс. отметки +60 м до —6 м), вскрывающая верхнюю часть толщи, в значительной степени перекрывается скважиной № 14 (от абс. отметки +40 м до —20 м), которая, в свою очередь, перекрывается скважиной № 19 (от абс. отметки +5 м до —60 м), вскрывающей нижние горизонты изучаемой толщи. Образцы были взяты по всему разрезу более или менее равномерно с интервалом в 1,5—5 м. Все проанализированные пробы оказались содержащими довольно значительное количество пыльцы и спор.

Скважина № 19

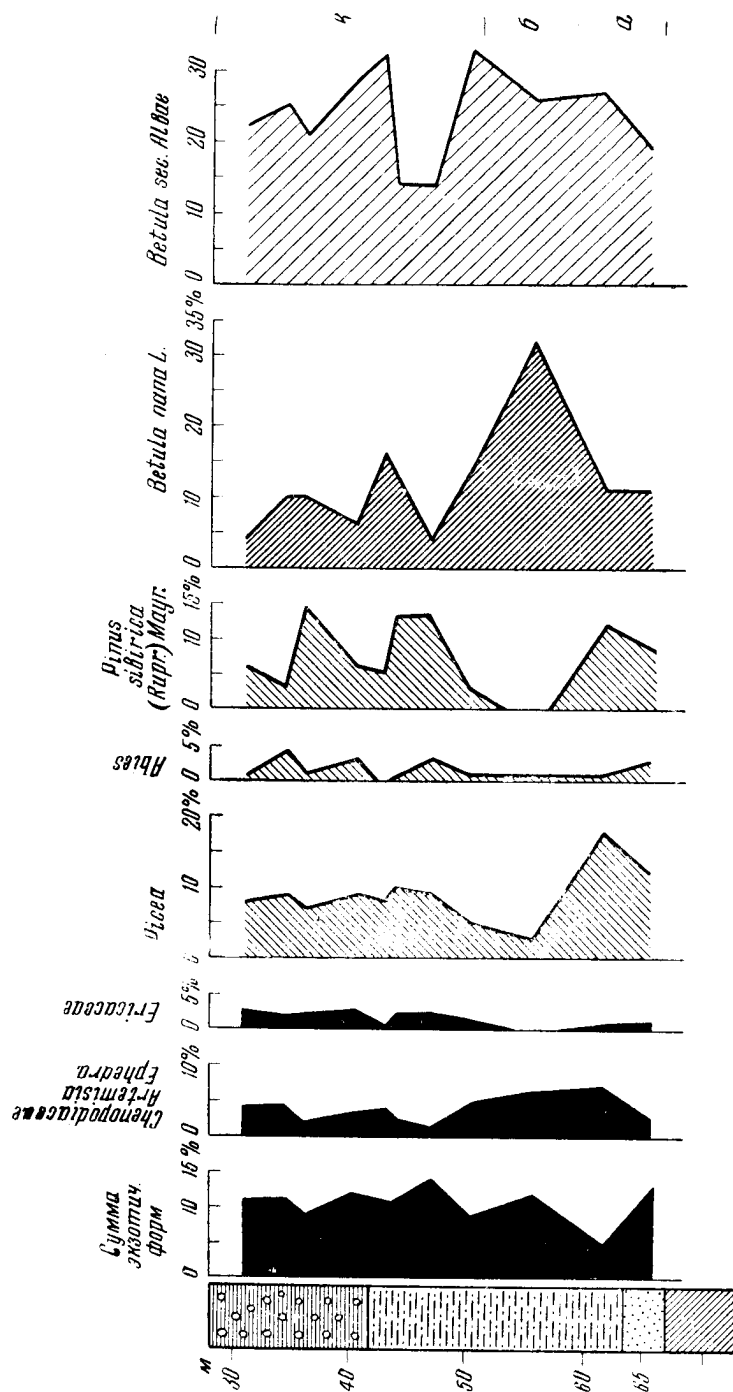
В скважине № 19 образцы были взяты из горизонтов, залегающих ниже современного аллювия р. Оби. Результаты анализа приведены в табл. 1.

В спорово-пыльцевых спектрах проанализированных образцов преобладает пыльца древесных пород и споры. Пыльца травянистых растений присутствует лишь в небольшом количестве (7—15%). Отложения, пройденные этой скважиной (с глубины 31 м и до 65,8 м), по составу спорово-пыльцевых спектров можно разделить на три отрезка (фиг. 1)¹.

Нижний отрезок (отложения на глубине 65,8—59,5 м, фиг. 1, а) характеризуется довольно хорошо выраженным максимумом пыльцы ели (18%) и максимумом пыльцы сибирского кедра. Пыльца березы присутствует в значительном количестве. Для этого отрезка характерно также высокое содержание пыльцы лебедовых и полыней. Количество пыльцы карликовой березки не превышает 11%. Среди спор преобладают споры зеленых мхов и папоротников.

Степень участия переотложенной пыльцы в горизонте с максимумом пыльцы ели меньше, чем в лежащем выше и последующем слоях. Это свидетельствует о том, что максимум пыльцы ели образован не за счет увеличения роли переотложенной пыльцы. Так как максимумы содержания пыльцы ели и сибирского кедра совпадают с некоторым повышением кривой содержания транзитной пыльцы (сумма пыльцы маревых, полыней и эфедры), то отсюда следует сделать вывод, что данный горизонт отмечает время более широкого, чем теперь, распространения этих пород во всем бассейне Оби.

¹ На этой и последующих диаграммах, кроме кривых — показателей степени участия переотложенной, транзитной и местной пыльцы, приведены кривые содержания пыльцы отдельных древесных пород, наиболее характерных для таскиной и тундровой зон, на границе которых расположены изучаемые разрезы.



Фиг. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма салемальских отложений скважины № 19.

Результаты спорово-пыльцевого ана

Состав пыльца и спор	Глубина							
	31—31,3		34,7—34,9		36—36,1		40,2—40,4	
	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	401	100	434	100	428	100	313	100
Общий состав								
Пыльца древесных пород	213	54	185	42	199	47	155	50
Пыльца травянистых растений	48	11	51	12	35	8	39	13
Споры	140	35	198	46	194	45	119	37
Пыльца древесных пород*								
<i>Pinus silvestris</i>	9	4	1	1	7	4	2	1
<i>Pinus sibirica</i>	13	6	6	3	27	14	9	6
<i>P.</i> не определенная	10	5	7	4	8	4	4	3
<i>P.</i> секции <i>Strobus</i>	9	4	11	6	17	8	8	5
<i>Cedrus</i>	2	1	1	1	1	<1	1	1
<i>Picea</i>	17	8	17	9	15	7	15	9
<i>Tsuga</i>	3	1	—	—	3	1	2	2
<i>Abies</i>	1	<1	8	4	2	1	4	3
<i>Sequoia</i>	2	1	—	—	1	<1	—	—
<i>Taxodium</i>	10	5	9	5	2	1	14	9
<i>Salix</i>	4	2	—	—	—	—	—	—
<i>Myrica</i>	1	<1	7	4	2	1	3	2
<i>Pterocarya</i>	2	1	—	—	—	—	1	1
<i>Juglans</i>	5	2	4	2	8	4	5	3
<i>Carya</i>	2	1	2	1	7	4	—	—
<i>Carpinus</i>	2	1	8	4	—	—	4	3
<i>Corylus</i>	22	9	15	8	15	8	8	5
<i>Betula</i>	48	22	47	25	42	21	46	29
<i>Alnus</i>	29	13	20	10	22	11	17	11
<i>Quercus</i>	2	1	4	2	1	<1	1	1
<i>Ulmus</i>	5	2	1	<1	4	2	2	1
<i>Zelkova</i>	—	—	1	<1	3	2	—	—
<i>Magnolia</i>	3	<1	3	2	2	<1	—	—
<i>Buxus</i>	1	1	3	2	—	—	—	—
<i>Rhus</i>	—	—	3	2	—	—	2	1
<i>Ilex</i>	8	4	1	<1	2	1	2	1
<i>Filix</i>	1	<1	—	—	2	1	—	—
<i>Myrtus</i>	1	<1	3	2	3	1	1	1
<i>Vyssa</i>	1	<1	1	<1	—	1	—	—
Сумма пыльца экзотических растений	53	25	59	32	54	27	48	32
Пыльца травянистых растений и кустарничков								
Gramineae	7	15	9	17	6	17	1	2
Cyperaceae	1	2	4	8	—	—	3	8
Polygonaceae	1	2	1	2	1	3	5	13
Chenopodiaceae	2	4	5	10	2	6	6	15
Cruciferae	—	—	3	6	—	—	—	—
Umbelliferae	—	—	1	2	1	3	—	—
Ericaceae	10	21	4	8	9	26	8	19
Compositae (кроме <i>Artemisia</i>)	—	—	2	4	1	3	—	—
<i>Artemisia</i>	16	33	13	25	6	17	5	13
<i>Betula nana</i>	2	4	5	10	4	10	2	6
Прочие	9	19	4	8	5	15	9	24
Споры								
Bryales	88	63	107	54	107	55	81	68
Polypodiaceae	34	24	68	34	66	34	28	24
Sphagnales	17	12	18	9	17	9	9	7
<i>Lycopodium</i>	1	1	5	3	2	1	—	—
<i>L. alpinum</i>	—	—	Ед.	—	Ед.	—	—	—
<i>L. clacatum</i>	—	—	Ед.	—	Ед.	—	—	—
<i>Equisetum</i>	—	—	—	—	2	1	1	1

* Кроме пыльца перечисленных древесных пород, встречались также единичные пы

анализ образцов из скважины № 19

Таблица 1

взятия образцов (в м)													
40,7—44,9		43,4—43,9		47,2—47,3		50,8—50,9		55,8—55,9		62,4—62,6		65,7—65,8	
абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
207	100	441	100	330	100	431	100	228	100	189	100	355	100
91	44	235	55	198	60	164	40	75	33	79	42	173	49
27	13	45	10	22	7	68	15	28	12	27	14	46	13
89	43	161	35	110	33	199	45	125	55	83	44	136	38
1	1	4	2	8	4	5	3	1	1	2	2	4	2
4	5	30	13	25	13	5	3	—	—	9	12	16	9
2	2	10	5	14	7	4	2	1	1	3	4	11	7
6	6	26	11	20	10	8	5	—	—	2	2	11	7
—	—	1	<1	6	3	—	—	—	—	—	—	2	1
7	8	25	10	18	9	7	5	2	3	13	18	20	12
—	—	—	—	1	1	2	1	—	—	—	—	5	3
—	—	2	<1	6	3	2	1	1	1	1	1	5	3
2	—	1	—	2	1	4	2	—	—	1	1	—	—
5	6	6	3	3	1	7	5	5	7	2	2	8	5
—	—	—	—	—	—	2	1	1	1	—	—	2	1
1	1	—	—	4	2	4	2	1	1	—	—	3	2
1	1	—	—	4	2	—	—	—	—	—	—	1	<1
5	6	28	12	13	6	6	4	5	7	2	2	7	4
2	2	2	<1	1	1	—	—	—	—	—	—	2	1
3	3	8	3	1	1	6	4	4	6	1	1	5	3
7	8	19	8	16	8	7	5	9	12	11	13	8	5
29	32	32	14	26	14	53	33	19	26	20	27	34	19
8	11	20	9	14	7	22	13	13	18	5	7	13	6
2	2	3	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—
2	2	3	1	4	2	4	2	4	—	2	2	2	1
—	—	2	<1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	2	<1	2	1	4	2	1	1	1	1	3	2
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	2	1
1	1	3	1	3	1	1	<1	2	3	—	—	3	2
2	2	3	1	—	—	7	5	4	6	3	4	3	2
—	—	—	—	1	<1	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	3	1	3	1	1	<1	2	3	1	1	1	<1
—	—	1	<1	1	<1	1	<1	1	1	—	—	2	1
24	31	86	36	64	32	53	33	26	36	13	14	57	35
7	23	10	22	4	19	13	19	2	7	5	19	17	36
7	—	—	—	—	—	4	5	—	—	—	—	2	4
1	4	1	2	—	—	3	5	—	—	1	4	2	4
5	19	5	11	3	13	5	7	7	26	5	19	6	13
1	4	1	2	—	—	2	3	—	—	1	4	—	—
—	—	2	2	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—
1	4	9	19	7	32	5	7	—	—	2	7	5	11
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	1	2
3	11	5	11	6	28	13	19	7	26	8	28	4	8
4	16	6	13	1	4	10	14	9	32	3	11	5	11
5	19	6	18	1	4	12	19	3	9	1	4	4	10
57	64	66	41	40	37	137	69	95	76	51	62	85	62
20	23	81	50	56	50	40	20	18	14	23	28	33	25
12	13	11	7	10	9	21	10	11	9	8	9	14	10
—	—	—	—	3	3	—	—	1	<1	1	1	1	<1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	3	2	Ед.	1	1	1	—	—	—	—	3	2

льцевые зерна (в одном—двух образцах) *Podocarpus*, *Fagus*, *Castanea*, *Liquidambar*.

В следующем отрезке (отложения на глубине 59,5—51,9 м, фиг. 1, б) отмечается резкое уменьшение пыльцы хвойных. Содержание пыльцы ели не превышает 3 %, а пыльца кедра исчезает совсем. Наряду с этим, резко увеличивается количество пыльцы карликовой березки, достигающей максимума (32 %). Одной из особенностей этого отрезка является наличие максимума спор зеленых мхов (76 %). Содержание спорных зерен сфагновых мхов и плаунов невелико (присутствует *Lycopodium clavatum* L.).

Содержание транзитной пыльцы в горизонте с максимумом пыльцы карликовой березки, который является наиболее характерной чертой этого отрезка диаграммы, остается почти таким же, как и в горизонте с максимумом пыльцы ели. Таким образом, у нас нет оснований предполагать, что здесь имеет место лишь кажущееся увеличение содержания пыльцы карликовой березки, которое могло бы возникнуть в результате сильного снижения участия пыльцы, приносимой с юга. Очевидно, спорово-пыльцевой спектр действительно отражает реально происшедшее увеличение роли растительных группировок с участием карликовой березки как в районе расположения разреза, так и в части бассейна Оби, лежащей выше по течению.

В верхнем отрезке (отложения на глубине 51,9—31 м, фиг. 1, в) увеличивается содержание пыльцы ели (до 10 %), пихты (до 4 %) и появляется значительное количество пыльцы сибирского кедра. Напротив, количество пыльцы карликовой березки уменьшается (4—16 %). Для этого отрезка характерен наиболее разнообразный состав пыльцы травянистых растений и кустарников и максимум пыльцы вересковых (32 % общего количества пыльцы травянистых растений). Среди спор преобладают споры зеленых мхов и папоротников, содержание которых резко колеблется.

Учитывая, что в этом отрезке участие пыльцы местной растительности повышается, а транзитной пыльцы снижается, есть все основания полагать, что увеличение содержания пыльцы ели, пихты и кедра отражает характер изменения местной растительности во время образования отложений, к которым относится этот отрезок диаграммы.

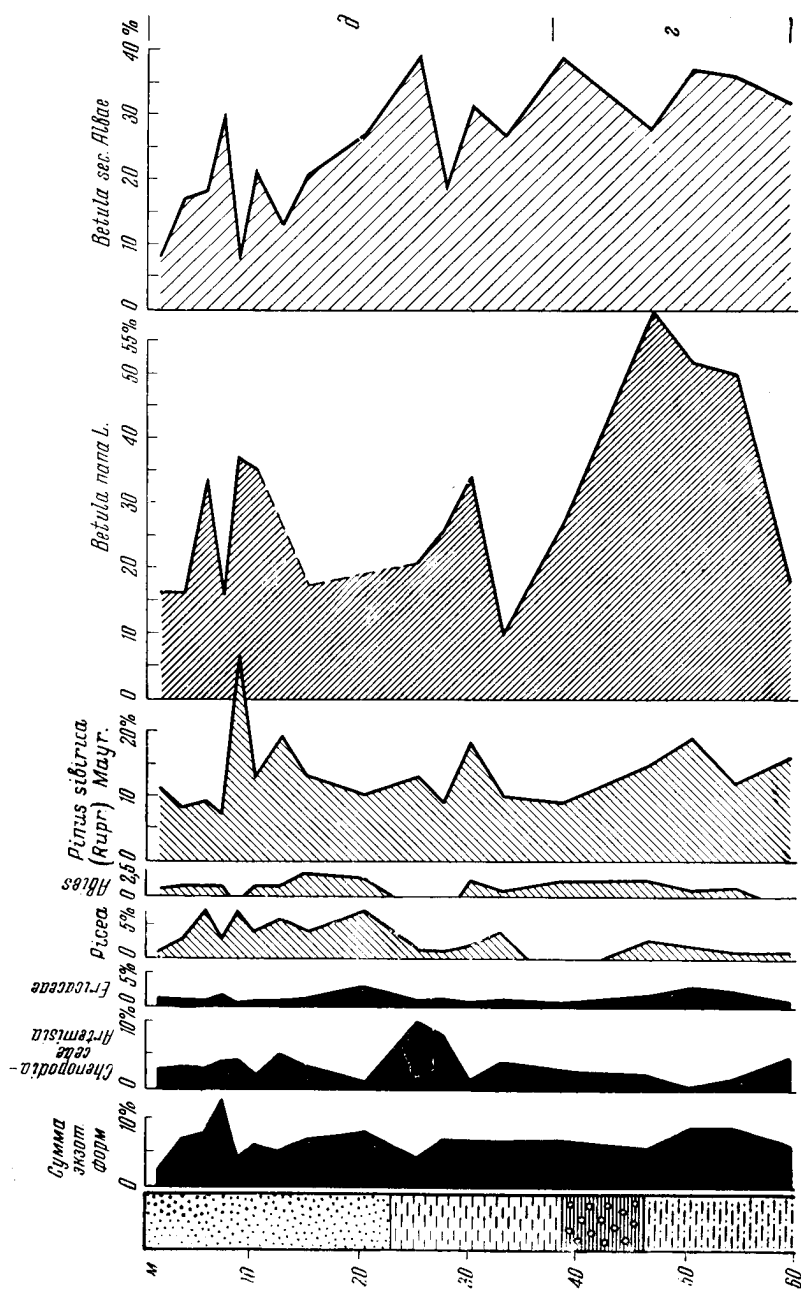
Скважина № 14

Преобладающими компонентами в составе спорово-пыльцевых спектров отложений, вскрытых скважиной № 14, являются также пыльца древесных пород и споры. Пыльца травянистых растений присутствует в значительно меньшем количестве, ее содержание лишь в двух образцах достигает 22 % (табл. 2).

Основываясь на различиях в составе спорово-пыльцевых спектров, отложения, вскрытые этой скважиной, общей мощностью около 60 м разделены нами на два отрезка (фиг. 2).

Нижний отрезок (отложения на глубине 59,5—38 м, фиг. 2, а), приуроченный к горизонту суглинка с галькой и к подстилающим супесям, характеризуется небольшим содержанием пыльцы ели, которая в некоторых образцах полностью отсутствует, и пихты (до 1—2 %). Одновременно пыльца карликовой березки образует резко выраженный максимум (60 %). Пыльца травянистых растений, содержащаяся в небольшом количестве, однообразна по составу. В группе спор, наряду с высоким содержанием спор зеленых мхов (48—76 %), присутствуют в достаточно большом количестве споры папоротников (15—35 %).

Хотя в этом отрезке наблюдается падение кривой содержания транзитной пыльцы (с 5 до 1 %) и повышение кривой содержания пыльцы вересковых (с 1 до 3 %), такими изменениями соотношения пыльцы местной



Фиг. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма салемаьских и сангомпаьских отложений скважины № 14.

Результаты спорово-пыльцевого

Состав пыльцы и спор	Глуби													
	1,0—1,5		3,0—3,5		5,5—6,0		7,0—7,5		8,5—9,0		10,5—11,0		12,5—13,0	
	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	259	100	282	100	331	100	310	100	263	100	312	100	145	100
Общий состав														
Пыльца древесных пород	145	56	182	64	186	57	166	54	153	58	140	45	80	55
Пыльца травянистых растений	46	18	34	12	51	15	47	15	33	12	46	15	20	14
Споры	68	26	66	24	94	28	97	31	77	30	126	40	45	31
Пыльца древесных пород*														
<i>Pinus sibirica</i>	17	11	13	8	16	9	12	7	48	31	18	13	15	19
<i>Pinus silvestris</i>	26	19	34	19	40	23	15	9	30	19	20	14	25	32
<i>P.</i> не определенная	12	8	32	16	16	8	13	8	20	13	20	14	4	5
<i>P.</i> секции <i>Strobus</i>	2	1	5	3	2	1	3	2	5	3	2	1	2	2
<i>Picea</i>	2	1	6	3	13	7	5	3	11	7	5	4	4	6
<i>Tsuga</i>	—	—	—	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—
<i>Abies</i>	1	1	2	1	4	1	2	1	—	—	2	1	1	1
<i>Taxodium</i>	4	3	3	2	3	2	3	2	1	1	2	1	1	1
<i>Cupressus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pterocarya</i>	2	1	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—
<i>Juglans</i>	—	—	5	3	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Carya</i>	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Carpinus</i>	22	16	2	1	3	1	3	2	1	1	—	—	2	2
<i>Corylus</i>	8	5	1	1	7	3	6	3	4	3	1	1	1	1
<i>Betula</i>	11	9	33	17	33	18	49	29	13	8	30	21	10	13
<i>Alnus</i>	10	7	34	18	26	13	18	10	11	7	21	15	10	13
<i>Fagus</i>	2	1	—	—	9	4	1	1	—	—	2	1	—	—
<i>Quercus</i>	1	<1	1	1	—	—	1	<1	—	—	1	1	1	1
<i>Ulmus</i>	1	<1	1	1	2	1	1	<1	—	—	1	1	—	—
<i>Rhus</i>	6	<1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ilex</i>	15	12	3	2	4	2	15	10	2	2	5	4	1	1
<i>Tilia</i>	1	<1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nyssa</i>	—	—	4	2	4	2	13	8	6	4	9	7	1	1
Сумма пыльцы экзотических растений	55	37	24	13	28	15	44	27	16	6	21	13	9	9
Пыльца травянистых растений и кустарничков														
Gramineae	—	—	2	6	6	12	2	4	2	6	4	9	—	—
Cyperaceae	1	<1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polygonaceae	1	2	—	—	1	2	3	6	—	—	—	—	—	—
Chenopodiaceae	3	7	3	9	2	4	2	4	5	15	1	2	1	—

анализа образцов из скважины № 14

Таблица 2

на взятии образцов (в м)																					
14,5— —15,0		20,3— —20,5		25,0— —26,0		27,5— —28,0		30,0— —35,5		36,0		38,5—39,0		46,8—47,0		50,0—50,5		54,0—54,5		59,0—59,5	
абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
319	100	256	100	399	100	713	100	300	100	444	100	314	100	466	100	312	100	313	100	359	100
156	49	176	68	149	38	244	34	106	35	184	42	118	38	194	42	151	48	154	49	152	42
34	11	16	7	76	19	156	22	26	9	38	8	36	11	103	22	50	16	54	17	53	15
129	40	64	25	174	43	313	44	168	56	222	50	160	51	169	36	141	36	105	34	157	43
20	13	18	10	14	13	23	9	19	18	19	10	11	9	30	15	29	19	19	12	24	16
27	18	36	19	18	12	33	13	7	7	27	14	4	3	11	6	9	5	4	3	20	13
18	11	13	7	11	8	20	8	1	1	13	8	2	2	5	3	1	1	3	2	9	6
3	2	4	2	1	1	9	4	1	1	6	3	2	2	5	3	1	1	3	2	1	<1
5	4	12	7	1	1	2	1	2	2	8	4	—	—	7	3	3	2	1	1	1	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	2	1	—	—
4	3	4	2	—	—	—	—	2	2	1	1	3	2	4	2	1	<1	2	1	—	—
1	1	—	—	—	9	4	7	6	5	3	2	2	3	1	—	—	2	1	2	1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	<1	1	<1	—	—
1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	2	1
2	1	6	3	1	1	13	5	5	5	7	4	3	2	5	3	8	4	10	7	8	5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	1	<1
2	1	—	—	5	3	13	5	1	1	13	8	6	5	5	3	10	6	3	2	6	4
2	1	1	1	3	2	17	7	5	5	4	2	11	9	11	6	4	—	9	6	7	4
34	21	46	26	59	38	47	19	33	30	52	27	46	39	54	27	54	37	56	35	47	32
20	13	23	13	23	14	36	15	14	11	19	10	16	13	34	16	20	13	28	18	16	10
—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1	1	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1	1	1	1	3	1	2	2	5	3	—	—	3	1	2	1	1	1	3	2
—	—	—	—	—	1	<1	—	—	—	1	1	—	—	1	<1	2	1	1	<1	2	1
7	4	3	2	4	2	6	2	3	2	1	1	1	<1	4	2	2	1	1	<1	—	—
—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	6	6	3	5	3	5	2	1	<1	—	—	6	5	2	<1	3	2	3	2	—	—
26	15	21	12	17	10	62	28	23	20	35	20	25	12	35	17	30	18	31	18	25	15
2	6	1	1	—	—	—	—	2	8	2	5	2	6	3	3	2	4	5	9	2	4
1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	2	<1	2	3	5	3	2	8	2	5	1	3	2	2	—	—	—	—	2	4
1	3	1	—	7	9	15	9	—	—	2	5	1	3	3	3	—	—	1	2	2	4

Состав пыльцы и спор	Глуби													
	1,0—1,5		3,0—3,5		5,5—6,0		7,0—7,5		8,5—9,0		10,5—11,0		12,5—13,0	
	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
Cruciferae	—	—	—	—	—	—	2	4	1	3	3	6	—	—
Caryophyllaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	2	6	1	2	—	—
Ericaceae	2	4	2	—	2	4	5	11	1	3	2	4	1	—
Compositae (кроме <i>Artemisia</i>)	—	—	—	—	1	2	1	2	1	3	1	2	2	—
<i>Artemisia</i>	4	8	6	15	8	15	10	26	6	18	6	14	8	—
<i>Betula nana</i>	7	16	11	33	17	33	8	16	12	37	16	35	5	5
Прочие	28	62	11	34	14	28	14	27	4	9	11	26	3	—
С п о р ы														
Bryales	26	39	23	36	46	47	50	52	41	53	76	60	23	51
Polypodiaceae	21	30	11	15	22	23	34	35	24	31	34	27	10	22
Sphagnales	21	31	10	15	10	11	11	11	12	16	16	13	12	27
<i>Lycopodium</i>	—	—	22	34	16	19	2	2	—	—	—	—	—	—
<i>L. annotinum</i>	—	—	Ед.	—	Ед.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. clavatum</i>	—	—	»	—	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. complanatum</i>	—	—	»	—	»	—	Ед.	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. alpinum</i>	—	—	»	—	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* Кроме пыльцы перечисленных древесных пород были также встречены единичные зерна (в одном-двух образцах) *Podocarpus*, *Pseudotsuga*, *Sequoia*, *Cupressus*, *Magnolia*, *Liquidambar*, *Buxus*, *Acer*, *Myrtus*, *Cornus*.

растительности и пыльцы приносной нельзя полностью объяснить увеличение содержания пыльцы карликовой березки (с 18 до 60%). Такой резкий максимум ее может быть связан только со значительным изменением характера растительного покрова и с увеличением роли карликовой березки в его составе.

Следующий отрезок (отложения на глубине 38—0 м, фиг. 2, в) отличается увеличением количества пыльцы хвойных (особенно сильно возросло содержание пыльцы сибирского кедра — до 31%). Количество пыльцы карликовой березки резко уменьшилось, хотя и остается довольно значительным (37%). Травянистые растения представлены большим количеством семейств. Увеличилось содержание пыльцы лебедовых и полыней; в сумме их пыльца составляет 55% (общего количества пыльцы травянистых растений). Для спор характерно обилие спор зеленых мхов. В верхней части отрезка увеличивается количество спор плаунов.

Отмеченные изменения в содержании пыльцы ели, сибирского кедра, ницты и карликовой березки можно с достаточным основанием объяснить изменением состава местной растительности в ближайших районах бассейна Оби (выше по течению). Кривые, отражающие роль переотложенной пыльцы, а также пыльцы местной и транзитной, на этом отрезке проходят примерно на одном уровне, образуя лишь отдельные более или менее ясно выраженные повышения. Но так как с этими повышениями не связаны изменения содержания пыльцы показательных форм (ели, кедра и др.), то можно думать, что они вызваны случайными причинами.

Таблица 2 (продолжение)

на взятии образцов (в м)																					
14,5— —15,0		20,3— —20,5		25,0— —26,0		27,5— —28,0		30,0— —35,5		36,0		38,5—39,0		46,8—47,0		50,0—50,5		54,0—54,5		59,0—59,5	
абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
2	6	—	—	2	2	—	—	3	12	—	—	1	3	—	—	1	2	1	2	3	6
—	—	—	—	—	—	1	<1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	12	7	—	3	4	8	5	2	8	4	10	2	6	10	9	10	20	8	15	4	8
—	—	—	—	2	3	1	<1	—	—	—	—	—	—	2	2	1	2	—	—	2	2
8	24	1	—	36	46	46	30	4	15	17	47	9	25	7	7	1	2	4	8	15	30
6	17	2	2	16	21	40	26	9	34	4	10	10	27	62	60	26	52	27	50	9	18
10	29	2	—	8	12	38	24	7	15	7	28	9	27	14	14	9	18	8	15	17	24
68	53	27	42	115	66	200	64	125	75	139	64	122	76	88	52	64	58	50	48	87	56
50	38	20	31	32	18	75	24	24	14	37	14	24	15	58	35	32	29	36	34	42	26
9	7	17	27	26	15	38	12	19	11	45	21	14	9	20	12	14	12	19	18	26	7
2	2	—	—	1	1	—	—	—	—	—	<1	—	—	3	1	1	<1	1	1	2	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ед.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ед.	—
»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Скважина № 25

Палеоботанические данные показывают, что нижнюю часть отложений, вскрытых этой скважиной, можно подразделить на те же два отрезка «а» и «б». В верхней части разреза этой скважины, являющейся продолжением всего разреза, на основании изменения в составе споровых спектров выделяются еще два отрезка — «в» и «г» (фиг. 3).

Из фиг. 3 видно, что состав спектров отрезков «а» и «б» в той и другой скважинах очень близок. Отрезок «а» (63,5—49,5 м) представлен здесь своей верхней частью, относящейся к горизонту суглинков с галькой, и поэтому количество пыльцы карликовой березки не очень высоко. Содержание пыльцы остальных компонентов аналогично их содержанию на диаграмме скважины № 14. В отрезке «б» (49,5—21 м), как и в скважине № 14, пыльца хвойных содержится в большом количестве, причем кривые пыльцы ели и кедра достигают в его верхней части хорошо выраженного максимума. Пыльца карликовой березки присутствует в меньшем количестве, чем в предыдущей скважине. Содержание пыльцы лебедовых и полыней (по отношению к сумме пыльцы травянистых растений) достаточно велико. Для описываемого отрезка характерно сильное колебание (от 41 до 84 %) количества спор зеленых мхов (табл. 3).

То обстоятельство, что максимумы содержания пыльцы ели и сибирского кедра приходятся на слои, в которых отмечается уменьшение роли транзитной пыльцы, является доказательством, что они отражают изменение преимущественно местной растительности — появление в ее

Результаты спорово-пыльцевого ана

Состав пыльцы и спор	Глуби													
	2,8—3,3		4,8—4,9		6,6—7,3		7,8—8,3		8,8—9,3		11—11,6		14,5—15	
	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	321	100	312	100	432	100	402	100	339	100	349	100	546	100
Общий состав														
Пыльца древесных пород	196	63	160	49	249	51	59	59	228	67	195	57	157	28
Пыльца травянистых растений	34	11	25	12	73	17	8	7	22	7	56	14	72	18
Споры	91	26	127	39	140	32	35	34	89	26	98	28	317	59
Пыльца древесных пород*														
<i>Pinus silvestris</i>	10	6	9	5	9	4	9	15	10	4	12	6	5	3
<i>Pinus sibirica</i>	20	11	35	22	40	18	8	14	48	20	13	7	10	6
<i>Pinus</i> не определенная	5	2	8	5	1	1	2	3	10	4	27	14	3	3
<i>Pinus</i> секции <i>Strobus</i>	5	2	8	5	14	6	—	—	14	6	18	9	—	—
<i>Picea</i>	4	2	5	3	29	13	7	12	39	17	14	8	3	2
<i>Tsuga</i>	—	—	3	2	1	<1	1	1	2	<1	3	1	—	—
<i>Abies</i>	3	1	6	4	2	<1	6	11	12	5	6	3	4	3
<i>Sequoia</i>	—	—	—	—	1	<1	1	1	1	<1	—	—	2	1
<i>Taxodium</i>	2	1	10	6	9	4	1	1	4	2	7	4	8	5
<i>Pterocarya</i>	—	—	1	<1	1	<1	—	—	3	1	1	<1	1	<1
<i>Juglans</i>	3	2	10	5	18	4	3	5	6	3	7	4	4	3
<i>Carya</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	<1	1	<1
<i>Carpinus</i>	3	1	1	<1	1	<1	2	3	—	—	—	—	1	<1
<i>Corylus</i>	3	2	2	1	3	1	1	1	4	3	10	5	16	9
<i>Betula</i>	31	16	37	23	37	16	12	21	43	20	50	25	69	41
<i>Alnus</i>	90	46	41	6	30	14	3	5	20	10	9	4	8	5
<i>Fagus</i>	—	—	1	<1	1	<1	—	—	2	<1	—	—	1	<1
<i>Castanea</i>	—	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	4	3
<i>Quercus</i>	1	<1	—	—	4	2	2	3	1	<1	3	1	1	<1
<i>Ulmus</i>	3	1	1	<1	1	<1	—	—	—	—	5	2	2	1
<i>Magnolia</i>	1	<1	1	<1	1	<1	—	—	1	<1	2	1	—	—
<i>Liquidambar</i>	—	—	1	<1	—	—	—	—	—	—	—	—	4	3
<i>Buxus</i>	2	1	—	—	1	<1	—	—	4	<1	—	—	2	1
<i>Rhus</i>	3	2	2	<2	1	1	1	1	2	<1	2	1	—	—
<i>Ilex</i>	4	2	2	1	1	<1	—	—	4	3	1	<1	2	1
<i>Acer</i>	—	—	1	<1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Myrtus</i>	—	—	4	2	—	—	—	—	—	—	1	<1	1	<1
<i>Nyssa</i>	1	<1	1	<1	1	1	—	—	1	<1	1	<1	2	1
Сумма пыльцы экзотических растений	26	22	45	27	47	20	8	12	38	18	45	22	34	21

лиза образцов из скважины № 25

Таблица 3

на взятия образцов (в м)																	
17,9—18,5		22—22,5		29,5—30		32,9—33,9		34,4—35,0		39,7—40,3		46,1—46,7		51,7—52,2		52,9—59,8	
абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
413	100	398	100	404	100	340	100	374	100	350	100	445	100	465	100	469	100
183	45	193	48	234	58	189	56	208	56	174	49	166	37	190	41	210	45
68	16	60	16	46	11	48	14	62	16	84	24	106	24	88	19	72	15
162	39	145	36	124	31	103	30	104	28	92	27	173	39	187	40	187	40
1	<1	4	2	6	2	7	4	15	7	8	4	2	1	2	1	2	<1
10	5	38	19	40	18	17	9	24	11	24	14	14	9	12	6	38	18
6	3	14	7	19	8	28	14	18	9	15	9	6	3	9	5	8	4
5	3	3	1	20	9	8	4	5	2	10	6	3	2	2	1	4	2
3	2	12	6	32	13	20	10	14	7	8	4	—	—	3	2	1	<1
4	2	2	1	3	1	2	1	4	2	1	<1	3	2	—	—	2	<1
—	—	6	3	10	4	5	3	11	5	5	3	8	5	4	<1	—	—
—	—	2	1	—	—	1	<1	—	—	2	1	1	<1	2	1	—	—
5	3	10	5	9	4	12	6	12	6	10	6	6	3	13	7	13	6
4	<1	2	1	2	1	1	1	1	<1	3	1	5	2	4	2	1	<1
4	2	5	3	6	2	4	2	7	3	5	3	9	6	7	4	10	5
2	1	—	—	—	—	—	—	2	1	1	<1	—	—	4	2	—	—
5	3	5	3	1	1	3	2	—	—	2	1	14	4	7	4	3	1
8	4	3	2	2	1	12	7	7	3	6	3	6	8	19	10	15	7
75	43	34	17	40	18	35	17	63	30	44	25	50	30	53	28	64	30
19	10	28	14	18	8	15	7	12	6	16	1	19	11	25	13	28	13
—	—	—	—	1	<1	—	—	1	<1	—	—	—	—	1	<1	1	<1
4	2	—	—	—	—	—	—	1	<1	3	2	—	—	3	2	—	—
4	2	3	2	2	1	3	2	—	—	5	3	2	1	3	1	2	<1
6	3	5	3	4	1	3	2	5	2	—	—	1	<1	6	3	3	1
1	<1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	9	5	2	<1	—	—
—	—	1	<1	2	4	1	1	1	<1	1	<1	—	—	—	—	—	—
—	—	1	<1	6	2	1	<1	1	<1	—	—	—	—	—	—	4	2
4	2	4	2	—	—	4	2	—	—	1	<1	—	—	4	2	1	<1
5	3	1	<1	3	1	4	2	3	1	—	—	3	2	4	2	4	2
—	—	1	<1	1	<1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1
4	2	7	4	4	1	—	—	1	<1	3	2	—	—	—	—	3	1
4	2	—	—	2	1	2	1	—	—	1	<1	—	—	2	1	—	—
54	26	46	23	60	26	46	24	41	19	48	24	56	29	55	21	52	29

Состав пыльцы и спор	Глуби													
	2,8—3,3		4,8—4,9		6,6—7,3		7,8—8,3		8,8—9,3		11—11,6		14,5—15	
	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
Пыльца травяни- стых растений и кустарничков														
Gramineae	2	6	5	13	2	3	—	—	2	9	9	15	18	25
Cyperaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Polygonaceae	1	3	—	—	3	4	3	—	2	9	1	1	3	4
Chenopodiaceae	1	3	3	7	6	8	1	—	1	4	8	13	15	21
Cruciferae	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—
Umbelliferae	—	—	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ericaceae	7	20	5	13	5	6	1	—	3	14	4	6	6	8
Compositae (кроме <i>Artemisia</i>)	10	31	—	—	2	3	—	—	2	9	3	4	—	—
<i>Artemisia</i>	7	20	7	19	13	18	—	—	3	14	17	29	12	16
<i>Betula nana</i>	4	6	13	34	35	49	1	1	6	28	11	18	5	7
Прочие	2	11	4	11	6	7	2	—	3	13	4	3	12	18
Споры														
Bryales	68	75	44	34	76	54	19	54	32	36	49	50	264	83
Polypodiaceae	14	15	64	51	48	34	14	40	47	53	36	37	27	9
Sphagnales	2	2	16	13	15	11	—	—	7	8	12	12	25	8
<i>Lycopodium</i>	7	8	2	1	1	<1	1	3	1	1	—	—	1	<1
<i>L. annotinum</i>	Ед.	—	—	—	Ед.	—	—	—	Ед.	—	—	—	—	—
<i>L. clavatum</i>	—	—	Ед.	—	—	—	Ед.	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. alpinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Equisetum</i>	—	—	1	1	—	—	1	3	2	2	1	1	—	—

* Кроме пыльцы перечисленных древесных пород, встречались также единичные зерна (в одном-двух образцах) *Podocarpus*, *Cedrus*, *Cupressus*, *Palmae*, *Salix*, *Myrica*, *Zelkova*, *Tilia*.

составе и, по-видимому, достаточно широкое распространение темнохвойных (еловых и кедровых) лесов.

Следующий отрезок «е» (21—10,5 м) характеризуется хорошо выраженным максимумом пыльцы *Betula* из секции *Albae*. Содержание ее достигает 43%, и, таким образом, этот максимум является самым значительным во всей изученной нами толще. Содержание пыльцы ели, пихты и сибирского кедра в средней части этого отрезка сильно снижается, образуя четко выраженный минимум. В составе пыльцы травянистых растений обращает на себя внимание большое разнообразие форм, а среди спор — обилие папоротников. Пыльца карликовой березки составляет в средней части отрезка всего 7% суммы пыльцы трав и кустарничков.

Для верхней части диаграммы (отрезок «ж» — 10,5—0 м) характерны хорошо выраженные максимумы содержания пыльцы ели и пихты в нижней части отрезка, кедра и карликовой березки в его средней части и ольхи — в верхней.

Роль транзитной пыльцы в этом отрезке еще меньше, чем в предыдущем, т. е. в обоих случаях мы видим отражение изменений состава преиму-

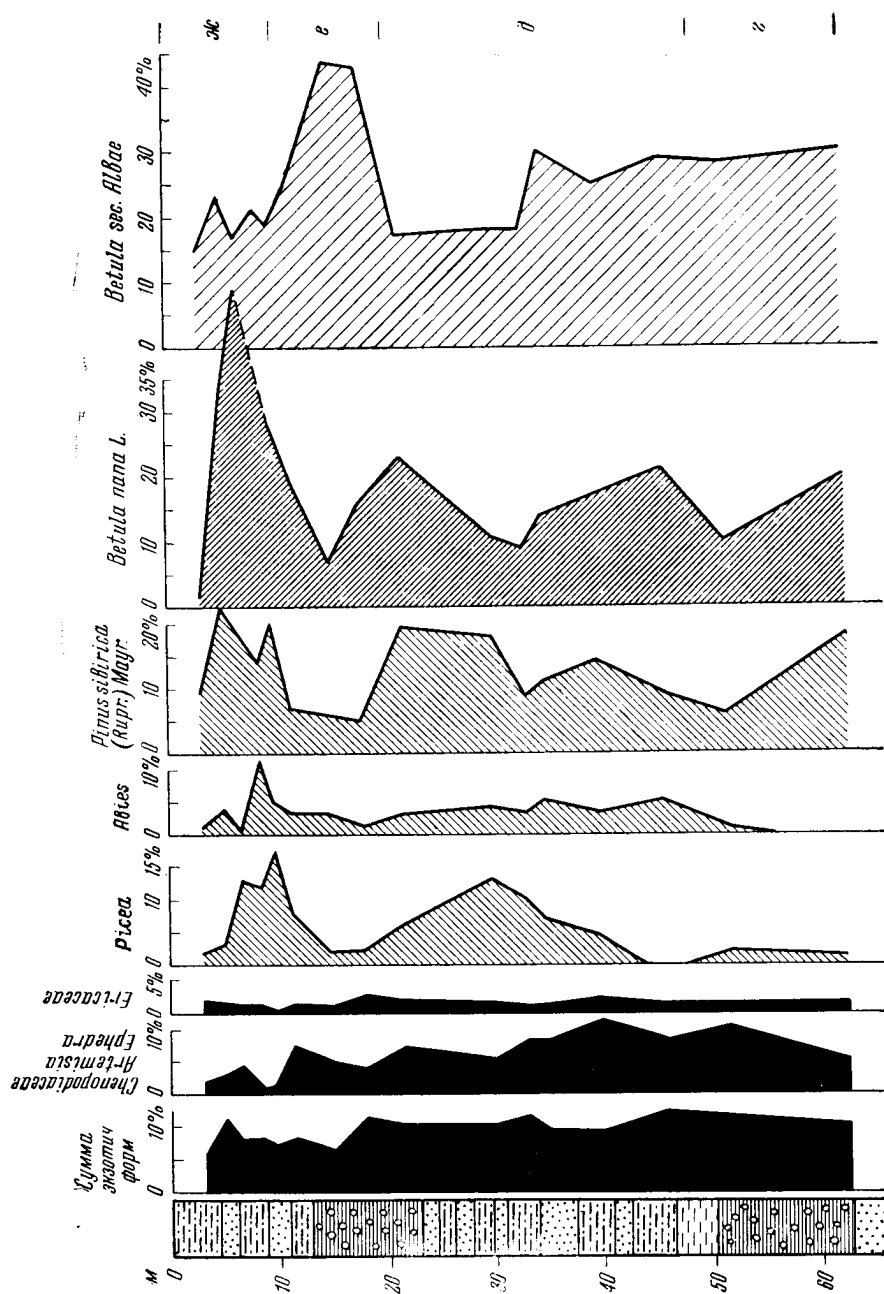
Таблица 3 (продолжение)

на взятия образцов (в м)																	
17,9—18,5		22—22,5		29,5—30		32,9—33,9		34,4—35,0		39,7—40,3		46,1—46,7		51,7—52,2		59,2—59,8	
абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
15	22	3	5	5	11	8	17	10	17	14	17	10	9	13	15	5	7
3	4	—	—	—	—	2	4	—	—	1	1	—	—	2	2	—	—
3	4	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	2	2	3	4	—	—
6	9	7	12	9	20	8	17	8	13	12	14	16	15	13	15	10	14
1	1	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	—	—	1	1
5	13	6	10	6	14	3	6	4	6	6	7	4	4	5	5	6	8
2	3	1	2	2	4	1	2	5	8	4	5	5	5	1	1	6	8
12	18	23	38	14	30	17	35	22	36	28	33	20	19	36	41	13	18
11	16	14	23	5	11	4	9	9	14	12	17	23	21	8	10	14	20
6	10	6	11	4	8	8	10	3	4	6	5	25	24	7	7	16	23
99	61	69	48	60	49	55	52	55	54	38	41	145	84	126	67	103	56
49	29	58	40	45	36	36	42	43	34	27	30	23	13	43	23	56	29
13	8	15	10	16	13	9	4	4	9	25	27	3	2	17	9	26	14
1	2	2	1	1	<1	1	1	1	1	1	1	—	—	1	<1	1	<1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	Ед.	—	—	—	—	—	—	—	Ед.	—	—	—	—	—	—	—
Ед.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1	<1	2	1	2	1	1	2	1	1	2	1	—	—	1	<1

местенно местной растительности. Заслуживает внимания уменьшение разнообразия форм пыльцы травянистых растений и наряду с этим присутствие спор типичных таежных плаунов: *Lycopodium clavatum* L. и *L. annotinum* L. В целом спорово-пыльцевые спектры этого отрезка диаграммы очень близки к современным спектрам района г. Салехарда.

При интерпретации данных, относящихся ко всей изучаемой толще, целесообразнее пользоваться сводной спорово-пыльцевой диаграммой (фиг. 4), которая в обобщенном виде отображает результаты спорово-пыльцевых анализов (в отношении компонентов, представляющих для наших целей наибольший интерес) всех трех скважин. Совмещение спорово-пыльцевых диаграмм двух перекрывающихся скважин (№ 25 и 14) показало, что слои залегают в данном районе не абсолютно горизонтально, а с некоторым падением в сторону скважины № 14. В связи с этим при наложении спорово-пыльцевых диаграмм обеих скважин на общую схему явилась необходимость соответствующим образом сместить (поднять на 6 м) графическое изображение результатов анализов образцов скважины № 14.

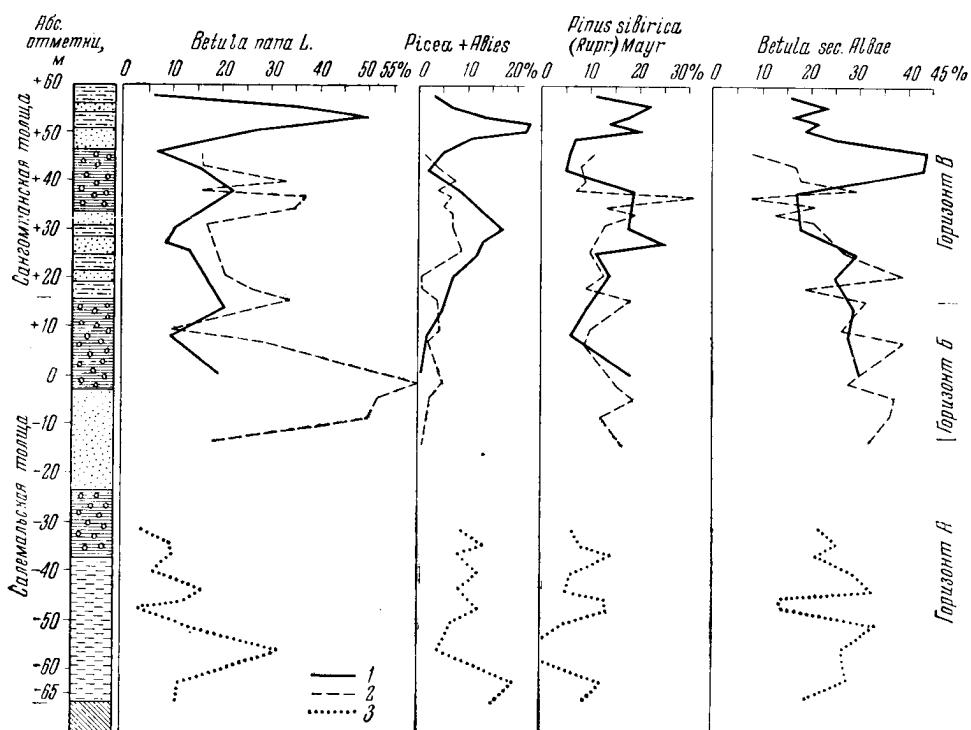
Рассмотрим изменения в содержании пыльцы древесных пород, наиболее характерных как для тундровой, так и для таежной зон.



Фиг. 3. Спорно-пыльцевая диаграмма сантоманских отложений скважины № 25.

Особенно показателен ход кривой пыльцы карликовой березки. Эта кривая дает три резких максимума: в нижней части толщи, затем в ее средней части (наиболее выразительный) и, наконец, — в самом верху разреза.

Кривые содержания пыльцы представителей темнохвойной тайги (*Picea*, *Abies*, *Pinus sibirica* Mayr.) также показывают наличие определенных колебаний. Кривая пыльцы ели имеет три достаточно хорошо выраженных максимума¹. Первый отмечается несколько ниже первого максимума



Фиг. 4. Сводная спорово-пыльцевая диаграмма плейстоценовых отложений района г. Салехарда.

1 — скважина № 25; 2 — скважина № 14; 3 — скважина № 19.

карликовой березки, т. е. в самой нижней части толщи, а второй и третий расположены между средним и верхним максимумами *Betula nana* L. Кривая пыльцы пихты дает только один небольшой максимум в верхней части толщи, который полностью совпадает с верхним максимумом пыльцы ели. Кривая содержания пыльцы сибирского кедра имеет три максимума. Нижний максимум выражен плохо, а два других достаточно четко.

Ход кривой содержания пыльцы *Betula* секции *Albae* показывает, что пыльца древовидных берез содержится почти по всему разрезу примерно в одинаковом количестве, за исключением верхней части толщи, где отмечается единственный максимум, выраженный очень четко. Предполагается он между горизонтами с повышенным содержанием пыльцы

¹ На сводной диаграмме содержание пыльцы ели и пихты дано суммарно.

ели, пихты, сибирского кедра и совпадает с одним из наиболее значительных минимумов пыльцы карликовой березки.

Изменения в составе спорово-пыльцевых спектров указывают, что в период накопления изучаемой толщи в нижнем течении Оби происходили изменения состава растительности, характер которых свидетельствует об их связи с колебаниями климатических условий. Наиболее ярко это проявляется в том, что горизонты с максимальным количеством пыльцы *B. nana* L. чередуются с горизонтами, где повышается количество пыльцы *Picea* и *Pinus sibirica* Mayr.

Основываясь на закономерно выраженных изменениях в составе спектров, всю изучаемую толщу можно подразделить на три стратиграфических горизонта.

Г о р и з о н т А. Нижняя часть салемальской толщи, включающая и нижний гравийно-галечный слой. Этот горизонт охватывает выделенные на фиг. 1 отрезки «а», «б» и «в». Время его образования характеризуется умеренным климатом с небольшим похолоданием в середине этого периода, которое отражено в изучаемом разрезе наличием небольшого максимума пыльцы карликовой березки (отрезок «б»).

Г о р и з о н т Б. Верхняя часть салемальской толщи, включающая и верхний гравийно-галечный слой, которая соответствует выделенному на фиг. 2 и 3 отрезку «г». Время отложения этого горизонта характеризуется холодным климатом, значительно более суровым, чем во время отложения слоев, представленных отрезком «б». На это указывает резко выраженный максимум содержания пыльцы карликовой березки, приходящийся на гравийно-галечный слой, по которому проводится кровля салемальской толщи.

Г о р и з о н т В. Часть сангомпанской толщи, вскрытой скважинами № 14 и № 25. Время образования этого горизонта соответствует наиболее благоприятным климатическим условиям. Его следует рассматривать как типично выраженное межледниковье с тремя фазами: 1-я фаза — начало потепления, отмеченное нижним максимумом пыльцы ели, пихты и кедра; 2-я фаза — климатический оптимум, отмеченный максимумом пыльцы древовидных берез и минимальным содержанием пыльцы карликовой березки (накопление верхнего гравийно-галечного слоя); 3-я фаза — новое похолодание, отмеченное верхним максимумом пыльцы ели и кедра и верхним максимумом пыльцы карликовой березки, относящимся к более высоко залегающим слоям.

Опубликованные палеоботанические материалы по северу Западно-Сибирской низменности, как уже отмечалось, очень скудны и ограничиваются приводимыми В. Н. Саксом (1946) результатами спорово-пыльцевых анализов Е. Д. Заклинской по трем разрезам на Тазовской губе и по р. Пур. Сопоставление полученных нами данных с данными В. Н. Сакса показывает, что спорово-пыльцевые диаграммы сангомпанской толщи (см. фиг. 2 и 3) очень близки к диаграммам отложений казанцевского горизонта из разрезов на мысе Шеймина и Каменной Горе (бассейн р. Пур).

На приводимой В. Н. Саксом спорово-пыльцевой диаграмме разреза у мыса Шеймина пыльца ели образует два ярко выраженных максимума (нижний 50 %, верхний 35 %), разделенных максимумом пыльцы древовидной березы (60 %). По характеру пыльцевых спектров этот разрез отличается от изученного нами разреза высоким содержанием пыльцы ели и березы и отсутствием нарушения закономерности, имеющего место в верхней части толщи в районе г. Салехарда. Последнее обстоятельство объясняется тем, что образцы из отложений бассейна р. Пур не засорены переотложенной пылью, несинхронной осадку.

Так же хорошо сопоставляются спорово-пыльцевые спектры сангомпанской толщи и погребенного торфяника в верхней части IV надпойменной террасы р. Пур у Каменной Горы.

Таким образом, палеоботанический материал подтверждает приводимое В. А. Зубаковым и Г. И. Лазуковым (см. схему) сопоставление казанцевского горизонта В. Н. Сакса с сангомпанской толщей (горизонт В). Верхняя часть салемальской толщи (горизонт Б), образовавшаяся в условиях холодного климата, по-видимому, должна быть сопоставлена (как это делает и В. А. Зубаков) с санчуговской холодноводной трансгрессией В. Н. Сакса. Если принять это сопоставление, то тогда, учитывая последовательность горизонтов и сходство спорово-пыльцевых спектров, нижнюю часть салемальской толщи (горизонт А) следует синхронизировать с какой-то частью мессовского горизонта В. Н. Сакса.

В таком сопоставлении есть, конечно, известная условность, поскольку палеоботаническая характеристика тех и других слоев еще недостаточно полна. Но все же палеоботанические данные, полученные нами при изучении разреза салемальской толщи, не позволяют согласиться с Г. И. Лазуковым (1956), относящим ее к эпохе среднелейстоценового, самаровского оледенения. Несомненно, образование указанной толщи происходило в условиях климата сравнительно теплого, близкого к современному и ее следует относить к позднему плейстоцену.

ВЫВОДЫ

1. Полученные нами материалы подтверждают правильность расчленения четвертичных отложений в районе г. Салехарда на две основных толщи — салемальскую и сангомпанскую.

2. На основании палеоботанических данных салевальская толща может быть разделена на два горизонта, а сангомпанская толща, являющаяся образованием межледникового времени и представленная одним горизонтом, может быть подразделена на три подгоризонта.

3. Имеются основания полагать, что вся толща четвертичных отложений в районе г. Салехарда не древнее позднего плейстоцена. Отнесение салевальской толщи к эпохе максимального оледенения и к среднему плейстоцену противоречит палеоботаническим материалам.

4. Горизонты, содержащие гравий и гальку, не имеют общего стратиграфического значения, так как их образование относится к эпохам как с холодным, так и с теплым климатом.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- В а с и л ь е в В. Г. Геологическое строение северо-западной части Западно-Сибирской низменности и ее нефтеносность. М.—Л., 1946.
- Г р и ч у к В. П. Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. «Тр. Ин-та географии», т. 46 (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 3). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Г р и ч у к В. П. и З а к л и н с к а я Е. Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М., 1948.
- Деревья и кустарники СССР, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1949.
- Деревья и кустарники СССР, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- З у б а к о в В. А. Стратиграфия четвертичных отложений Приенисейской части Западно-Сибирской низменности. В сб. «Тезисы докл. на Междувед. совещании...», Л., 1956.
- Л а з у к о в Г. И. К вопросу о стратиграфическом расчленении четвертичных отложений бассейна нижней Оби. «Тезисы докл. на Междувед. совещании...». Л., 1956.

- М о к и н Н. П. О некоторых закономерностях распространения растительных остатков в четвертичных отложениях северо-западной части Сибири. «Информ. сборник Всес. научно-исслед. геол. ин-та», № 1. М., 1955.
- С а к с В. Н. Геологические исследования в северо-восточной части Западно-Сибирской низменности. «Тр. Горно-геол. управления Главсевморпути», вып. 22. М., 1946.
- С а к с В. Н. Четвертичное оледенение севера Сибири. «Природа», 1947, № 4.
- С а к с В. Н. Опыт восстановления истории развития Сибири в четвертичный период. «Матер. по четвертич. периоду СССР», вып. 3. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- С л а д к о в А. Н. Определение видов *Lycopodium* L. и *Selaginella* Spring по спорам и микроспорам. «Тр. Ин-та географии», т. 50 (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 5). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.
- Спорово-пыльцевой анализ. М.—Л., 1950.
- Тезисы докладов на Межведомственном совещании по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири (Секция стратигр. четвертичных отложений). Л., 1956.
- Ф е д о р о в а Р. В. Распространение пыльцы и спор текучими водами. «Тр. Ин-та географии», т. 52 (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 6). М., Изд-во АН СССР, 1952.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1959

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск 77

Е. А. МАЛЬГИНА

К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ
СПЕКТРОВ В УСЛОВИЯХ ПУСТЫНЬ СРЕДНЕЙ АЗИИ

В последние годы нами была предпринята попытка использовать спорово-пыльцевой анализ для изучения палеогеографии некоторых районов Средней Азии. При анализе образцов, собранных в Туркмении, были обнаружены спорово-пыльцевые спектры, интерпретация которых представляла значительные трудности.

Таблица спорово-пыльцевых спектров, типичных для территории Русской равнины, составленная В. П. Гричуком (1950), показывает, что изменение состава пыльцы и спор в пробах с поверхности почвы из разных географических зон подчинено определенным закономерностям. Одной из закономерностей является уменьшение содержания пыльцы древесных пород по мере удаления от зоны лесов. Для степей оно не превышает 20%, а для полупустыни составляет <5% всей суммы пыльцы и спор. Естественно предположить, что для пустыни количество пыльцы древесных пород будет также незначительно.

Между тем для ряда образцов из поверхностных отложений Туркмении нами были получены спорово-пыльцевые спектры с таким содержанием пыльцы древесных пород, которое в условиях Европейской части СССР говорило бы об известной степени облесенности территории. В то же время экологические особенности древесных пород, пыльца которых была обнаружена при анализе, указывали на невозможность их произрастания в ближайшем прошлом в условиях равнин Туркмении.

Поэтому возникла необходимость провести прежде всего методическую работу с целью получить спорово-пыльцевые спектры поверхностных проб, характерные для пустынь, и выяснить роль пыльцы, заносимой в Среднюю Азию издалека, причем особый интерес представляло выяснение роли пыльцы древесных пород. Такая работа и была проведена нами в 1953—1954 гг.

В 1953 г. во время маршрута в районе древней дельты Аму-Дарьи и Сарыкамышской котловины нам удалось собрать ряд поверхностных проб и произвести улавливание пыльцы из воздуха по ходу маршрута в разных точках¹. В 1954 г. производилось улавливание пыльцы в полустационарном порядке в трех пунктах, значительно удаленных друг от друга: в дельте Аму-Дарьи (близ пос. Кегейли), в юго-восточных Каракумах

¹ Маршрут проводился Хорезмской экспедицией Института этнографии АН СССР совместно с Геоморфологическим отрядом Института географии АН СССР.

(ст. Репетек) и в Западной Туркмении (г. Небит-Даг)¹. Одновременно были собраны пробы с поверхности почвы. Кроме того, в наше распоряжение поступили пробы с поверхности почвы из Центральные Каракумов и проба песка с пляжа на побережье п-ова Челекен².

Ниже мы сообщаем данные, полученные в результате обработки части собранного материала. Хотя эти данные следует считать неполными, они представляют известный интерес.

УЛАВЛИВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ, ВЫПАДАЮЩЕЙ ИЗ ВОЗДУХА

Методика работы заключалась в следующем: две стеклянные пластинки³, покрытые тонким слоем глицерин-желатина, представляющие собой одну пробу, устанавливались горизонтально или с небольшим уклоном навстречу ветру на высоте от 1 до 3 м над поверхностью почвы на срок до 10 час. и более. При этом регистрировалось направление и, по возможности, скорость ветра на высоте установки пластинок. Иногда для контроля устанавливались одновременно две пары пластинок. По окончании срока улавливания пластинки снимались и складывались улавливающими поверхностями друг к другу, затем пластинки завертывались в бумагу или кальку.

Обработка полученного материала производилась в лаборатории. Глицерин-желатин смывался с пластинок горячей водой в фарфоровую чашку, затем материал осаждался с помощью центрифугирования в центрифужные пробирки. Большую часть проб приходилось обрабатывать 10%-ной соляной кислотой для удаления карбонатных частиц и центрифугировать в тяжелой жидкости⁴, чтобы отделить пыльцу и споры растений от песчинок и минеральной пыли, попавших на стекла. После отмывки от тяжелой жидкости пыльца просматривалась в глицерине под микроскопом при 400-кратном увеличении; часть проб перед просмотром подкрашивалась фуксинном.

Вся обнаруженная пыльца, за редкими исключениями, содержала протоплазму, что делало пыльцевые зерна малопрозрачными. Однако в большинстве случаев это не мешало определению пыльцы древесных пород до рода и пыльцы трав и кустарников до семейства.

Улавливание пыльцы из воздуха производилось в 1953 г. с конца мая до середины июня в восьми пунктах (фиг. 1).

При подсчете уловленной пыльцы удалось подсчитать от 10 до 212 зерен на каждой паре пластинок⁵. Так как такое количество пыльцы не могло дать четкой картины для каждого пункта в отдельности, то мы суммировали некоторые данные по всем пунктам, что позволило получить представление об общем составе содержащейся в воздухе пыльцы (табл. 1).

Общий состав пыльцы указывает, что во время улавливания в воздухе находилась преимущественно пыльца кустарников и травянистых растений, составляющая 76—98% (в среднем 89%) всей пыльцы, тогда как пыльца древесных пород составляет 2—21% (в среднем 11%), а споры встречаются единично.

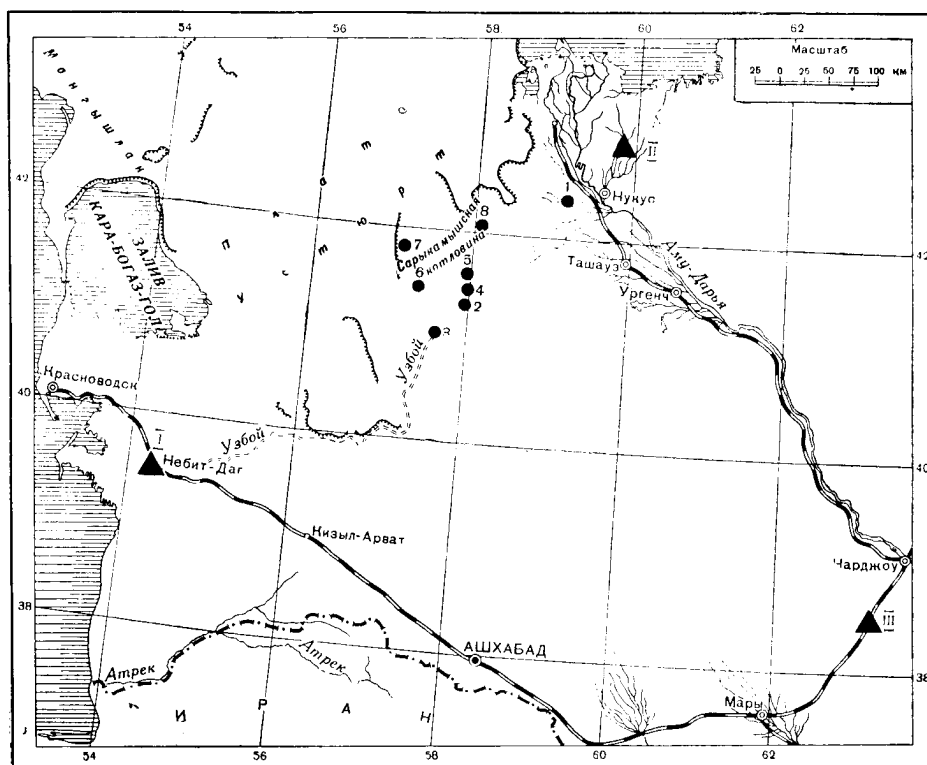
¹ Автор выражает благодарность за помощь в выполнении этой части работы З. А. Дудник, С. А. Мангутовой, А. М. Степанову, К. А. Шалвареву, Т. Г. Подаруевой и А. Н. Ландику.

² Эти пробы были предоставлены нам А. С. Кесъ, П. М. Островским и М. К. Граве.

³ Были использованы фотопластинки размером 9 × 12 и 10 × 15 см, с которых была предварительно удалена эмульсия.

⁴ Мы пользовались кадмиевой жидкостью, которая употребляется при подготовке образцов в спорово-пыльцевой лаборатории Института географии АН СССР.

⁵ Под микроскопом просматривался весь материал, имевшийся в пробирках.



Фиг. 1. Пункты, в которых производилось улавливание пыли.

1 — Там-Кала, район г. Куля-Ургенч; 2 — урочище Еды-Хауз; 3 — южный залив Сарыкамыш; 4 — кладбище Занги-Баба; 5 — восточный склон Сарыкамыша, район древней пригационной системы; 6 — юго-западная часть Сарыкамышской котловины; 7 — Агичин; 8 — Дарьялык.
I — г. Небит-Дар, II — пос. Бегейли, III — ст. Ренетек.

Группа пыли кустарников и трав представлена главным образом пылью злаков и маревых. В пробах, взятых в разных пунктах, в составе этой группы пыли существенных различий не наблюдается.

Группа пыли древесных пород включает шесть родов. Всего при подсчете было обнаружено 101 пылевое зерно¹. По отдельным породам это количество пыли распределяется следующим образом: сосна — 54, береза — 31, дуб — 3, ольха — 1, липа — 9, вяз — 3 пылевых зерна. Указанные древесные породы, за исключением вяза, в Туркмении отсутствуют, и их пыль является заносной (фиг. 2). Отмеченное преобладание пыли сосны и значительное содержание пыли березы хорошо согласуются с представлениями о летучести пыли этих пород. Суммарное количество пыли широколиственных пород составляет 15%.

Результаты улавливания пыли из воздуха в районе Сарыкамыша и древней дельты Аму-Дары показали, таким образом, следующее.

1. Основная масса содержащейся в воздухе пыли в северной части среднеазиатских пустынь в конце мая — начале июня является продукцией местной растительности.

¹ Суммарные данные по всем пунктам.

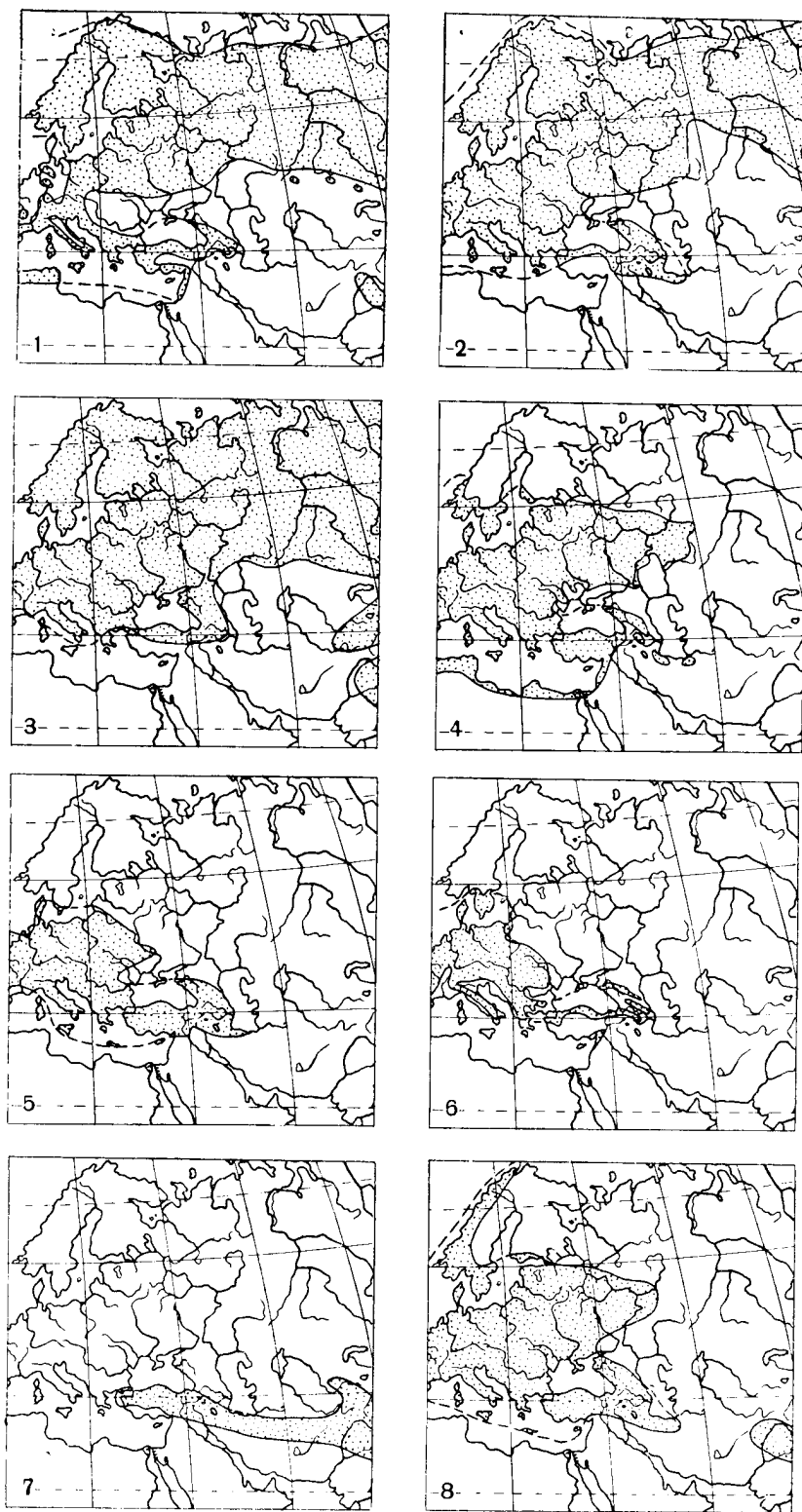
Таблица 1

Состав пыльцы и спор, уловленных из воздуха в районе Сарыкамышской котловины
и древней дельты Аму-Дарьи
(в %)

Состав пыльцы и спор	№ точек и даты отбора проб										
	1	2	3	4		5			6	7	8
	25.V 53	28-30.V		30.V	31.V	31.V—1.VI			6-7.VI	8-9.VI	9-10.VI
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	80	153	97	212	59	174	14	51	10	15	82
Общий состав											
Пыльца древесных по- род	10	21	21	4	3	2	—	6	4*	1*	24
Пыльца кустарников и трав	90	79	78	96	97	98	14*	94	6*	14*	76
Спores	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Пыльца древесных пород											
<i>Pinus</i>	1*	21*	4*	2*	1*	1*	—	3*	4*	1*	16*
<i>Betula</i>	5*	8*	10*	4*	1*	2*	—	—	—	—	1*
<i>Alnus</i>	—	—	1*	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Quercus</i>	—	1*	—	—	—	—	—	—	—	—	2*
<i>Ulmus</i>	1*	1*	—	—	—	—	—	—	—	—	1*
<i>Tilia</i>	1*	1*	5*	2*	—	—	—	—	—	—	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен . .	8	32	20	8	2	3	—	3	4	1	20
Пыльца кустарников и трав											
<i>Ephedra</i>	—	1	1	<1	—	2	—	4	—	—	1
Gramineae	70	30	53	58	74	34	5*	38	5*	1*	71
<i>Calligonum</i>	—	2	—	—	2	1	1*	6	—	—	—
Chenopodiaceae	12	35	10	20	20	56	5*	36	1*	8*	26
Elaeagnaceae	—	—	—	<1	—	—	1*	—	—	1*	—
<i>Artemisia</i>	3	4	3	5	—	2	—	6	—	2*	—
Прочие	15	28	33	16	4	5	2*	10	—	2*	2
Число подсчитанных пыльцевых зерен . .	72	121	76	204	57	171	14	48	6	14	62
Спores											
Bryales	—	—	1*	—	—	—	—	—	—	—	—
Продолжительность улавливания в часах	16	30	22	21	21	24	24	34	27	14	10
Площадь пластинок, в см ²	216	300	600	432	300	216	300	300	300	300	600

Примечание. В этой и последующих таблицах цифры со звездочкой обозначают абсолютные числа.

2. В данном районе может иметь место занос пыльцы древесных пород, которая в отдельных случаях может составить до 20% всей содержащейся в воздухе пыльцы.



Фиг. 2. Ареалы древесных пород, пыльца которых была обнаружена в поверхностных пробах почвы («Деревья и кустарники СССР», 1949, 1951).
 — ареал сосны; 2 — то же, ели; 3 — то же, березы; 4 — то же, дуба; 5 — то же, граба; 6 — то же, бука; 7 — то же, грецкого ореха; 8 — то же, орешника.

3. Заносится не только пыльца сосны и березы, но и пыльца некоторых широколиственных пород.

Полустационарные работы, проведенные в 1954 г., дали более определенные результаты.

Время детальных наблюдений (апрель — май) было выбрано с учетом времени цветения основных древесных пород. В течение этого времени пластинки для улавливания пылицы экспонировались ежедневно. Позднее они устанавливались на разные сроки и в разное время.

На апрель — май приходится цветение орешника, вяза, ольхи, граба, дуба, березы, ели, бука. Пыльца этих и других древесных пород была нами обнаружена в ряде образцов из обнажений, поэтому важно было выяснить, могла ли она быть занесена сюда ветром из районов произрастания этих пород или ее присутствие в образцах объясняется иными причинами.

Наиболее близким районом произрастания всех указанных древесных пород является Кавказ. Орешник, граб и дуб доходят до юго-восточного побережья Каспийского моря, а грецкий орех и вяз произрастают и на Копет-Даге. В апреле и мае в районе н-ова Челекен господствуют северо-западные ветры, а севернее гор Большие Балханы — западные, северо-западные и восточные. Западные ветры, несомненно, могут способствовать заносу пылицы древесных пород в пределы Средней Азии с Кавказа.

Рассмотрим полученные результаты для отдельных пунктов.

Западная Туркмения (г. Небит-Даг)

Улавливание пылицы производилось ежедневно с 24 апреля по 13 мая. Пластинки (216 см^2) устанавливались на высоте 1,5 м и экспонировались преимущественно в дневное время.

Количество пылицы, выпавшей на поверхность улавливания, достаточно велико. В некоторых случаях на одной паре пластинок было насчитано несколько тысяч пыльцевых зерен.

Состав пылицы, обнаруженной при анализе материала под микроскопом, достаточно разнообразен. По соотношениям групп и составу пылицы ясно выделяются два типа спектров, относящиеся к разным срокам наблюдений (табл. 2, фиг. 3).

Тип спектров (время улавливания — 24—29 апреля). При рассмотрении соотношений основных групп пылицы и спор прежде всего обращает на себя внимание достаточно высокое содержание пылицы древесных пород — от 15 до 47%. На долю пылицы кустарников и трав приходится 46—65%, количество спор в одном случае превышает 20%, в остальных же составляет меньше 10%.

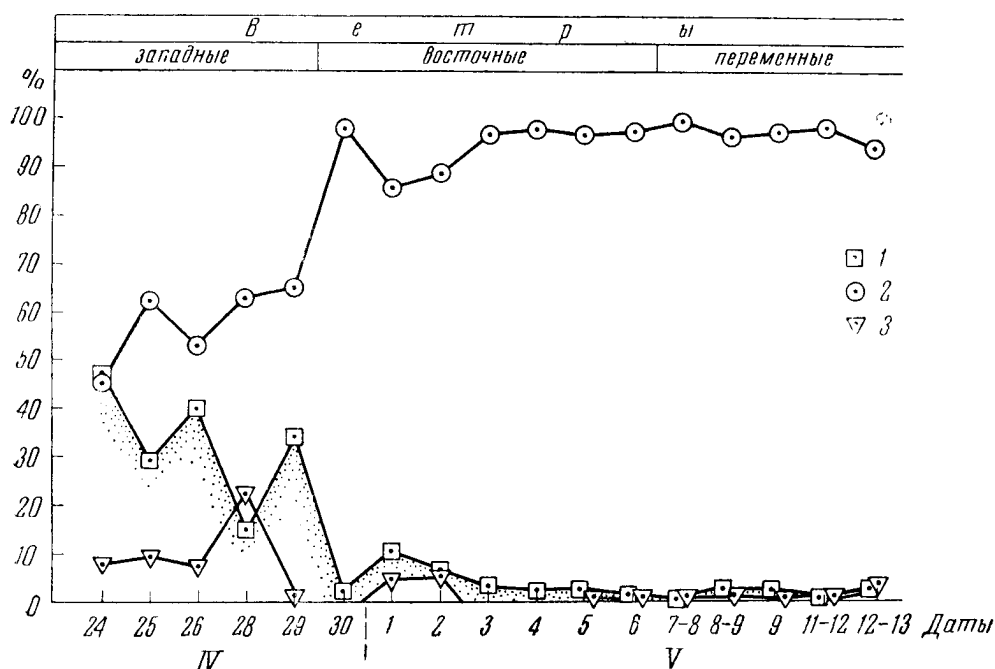
Основными компонентами в составе пылицы древесных пород являются пыльца граба — 57—75%, вяза — 8—17%, орешника — 4—17% и ольхи — 5—13%. Пыльца других древесных пород встречается в очень небольшом количестве. В группе пылицы кустарников и трав наиболее часто встречается пыльца маревых и злаков. Группа спор представлена почти исключительно спорами зеленых мхов. Встречена одна спора плауна.

В период с 24 по 29 апреля были отмечены ветры западных направлений, имеющие на высоте 1,5 м от поверхности земли скорость от 3 до 12 м/сек. Поскольку в апреле происходит цветение тех древесных пород, пыльца которых в данном типе спектров встречается наиболее часто, то ее присутствие можно объяснить ветровым заносом с Кавказа.

Тип спектров (время улавливания — 30 апреля — 13 мая). Данные, полученные при анализе материала, выпавшего на пластинки

ФОРМИРОВАНИЕ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ ПУСТЫНЬ СРЕДНЕЙ АЗИИ 119

прежде всего показывают, что количество пыли древесных пород, содержащейся в воздухе, резко падает и не превышает 10%, роль пыли кустарников и трав велика (86—100%), а споры (исключительно зеленых мхов) встречаются в малом количестве.



Фиг. 3. Общий состав пыли и спор, уловленных из воздуха. Небит-Даг, апрель—май 1954 г.

1 — пыль древесных пород; 2 — то же, травянистых растений; 3 — споры.

Ввиду небольшого количества подсчитанной пыли древесных пород процентные соотношения для каждой пробы не вычислялись. Но очевидно, что и здесь наиболее часто встречается пыль граба, ольхи и вяза (при суммировании данных по пыли отдельных древесных пород, уловленной за указанный период, пыль ольхи составляет 30%, а граба — 35%). В составе пыли кустарников и трав некоторое время преобладающим компонентом остается пыль маревых, уступающая затем первое место пыли эфедры, кандыма и полыни.

За время наблюдений с 30 апреля по 8 мая имели место восточные ветры, а позднее ветры переменных направлений. Со 2 до 8 мая ветры, сохраняя постоянное направление, имели на высоте установки пластинок скорость выше 10 м/сек. Возможно, что отмеченная в это время пыль древесных пород содержится в воздухе в этом районе частично за счет вторичного переноса уже осевшей на поверхность земли пыли.

Результаты улавливания пыли, выпадающей из воздуха в районе г. Небит-Дага, показывают, что состав пыли, содержащейся в воздухе в апреле — мае, зависит от направления ветра, особенно в тех случаях, когда ветер определенного направления сохраняется в течение более или менее продолжительного времени. Значительное содержание пыли древесных пород в период с 24 по 29 апреля (до 50% суммы всей пыли и спор) и, в особенности, пыли граба, обусловлено ее заносом западными ветрами.

Таблица 2

Состав пыльцы и спор, уловленных из воздуха в районе г. Небит-Дага
(в %)

Состав пыльцы и спор	Направление ветра и даты отбора проб																
	западное						восточное							переменное			
	24.IV	25.IV	26.IV	28.IV	28.IV	30.IV	1.V	2.V	3.V	4.V	5.V	6.V	7—8.V	8—9.V	9.V	11—12.V	12—13.V
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	107	232	311	40	241	362	49	79	228	758	309	519	501	847	245	433	313
Общий состав																	
Пыльца древесных пород	47	29	39	15	34	2	10	6	3	2	2	2	Ед.	1	2	Ед.	2
Пыльца кустарников и трав	46	62	54	63	65	98	86	89	97	98	97	98	100	98	98	99	95
Споры	7	9	7	22	1	—	4	5	—	Ед.	1	Ед.	Ед.	1	Ед.	1	3
Пыльца древесных пород																	
<i>Picea</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinus</i>	—	1	1	—	—	1*	—	1*	1*	—	—	—	—	2*	1*	—	—
<i>Juglans</i>	2	—	1	—	4	—	—	—	—	—	—	—	1*	—	2*	—	—
<i>Carpinus</i>	57	67	75	6*	61	3*	2*	—	7*	6*	2*	4*	—	6*	3*	1*	5*
<i>Corylus</i>	17	6	4	—	4	2*	—	3*	—	1*	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula</i>	8	1	—	—	—	—	—	—	1*	—	—	—	—	—	6*	—	1*
<i>Alnus</i>	6	11	5	—	13	1*	2*	5*	9*	4*	3*	2*	2*	2*	3*	—	—
<i>Quercus</i>	2	—	2	—	—	1*	—	—	—	—	—	—	—	3*	—	—	—
<i>Fagus</i>	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2*	—	—
<i>Ulmus</i>	8	14	11	—	17	1*	1*	—	2*	1*	—	2*	—	—	—	—	—
<i>Tilia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1*	—	—	—	—	1*	—	—	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен	51	67	123	6	81	9	5	9	21	12	5	8	3	14	17	1	6

120

Б. А. КАДЫЦА

Таблица 2 (продолжение)

Состав пы́льцы и спор	Направление ветра и даты отбора проб																
	западное					восточное								переменное			
	24.IV	25.IV	26.IV	28.IV	29.IV	30.IV	1.V	2—3.V	3.V	4.V	5.V	6.V	7—8.V	8—9.V	9.V	11—12.V	12—13.V
Пыльца кустарников и трав																	
<i>Ephedra</i>	—	—	Ед.	—	—	1	—	2	4	9	13	11	30	26	13	28	21
Gramineae	28	14	20	4*	8	1	7	—	8	10	9	9	11	12	28	10	21
Cyperaceae	8	3	—	1*	3	Ед.	—	—	—	Ед.	Ед.	—	—	—	Ед.	—	Ед.
<i>Calligonum</i>	—	—	—	—	—	»	7	—	11	12	17	20	23	22	14	24	16
Chenopodiaceae	11	44	47	18*	76	92	70	73	51	40	38	35	14	13	4	12	2
Plumbaginaceae	—	—	1	—	—	—	—	—	—	Ед.	—	—	Ед.	Ед.	—	2	—
<i>Artemisia</i>	4	7	9	1*	1	2	2	15	14	15	13	14	14	12	1	10	2
Прочие	49	32	23	1*	12	4	12	10	12	14	10	11	8	15	40 ¹	14	38 ¹
Число подсчитанных пылевых зерен . .	49	144	167	25	157	353	42	75	311	744	302	508	501	822	240	427	313
С п о р ы																	
Bryales	7*	21*	20*	9*	3*	—	2*	5*	1*	2*	2*	3*	1*	11*	6*	5*	8*
Lycoperidaceae	—	—	1*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Продолжительность улавливания в часах	10	14	13	11	14	15	15	24	11	12	11	11	24	25	13	36	21
Общее количество уловленной пы́льцы . . .	107	232	311	40	241	362	49	650	1005	28000**	832	2000**	5770**	847	8200**	4086**	334

¹ Преимущественно пыльца Tamaricaceae.

В этой и последующих таблицах единичные пылевые зерна подсчитывались сверх 100%; две звездочки означают, что количество пыльца подсчитано при помощи счетной камеры; сумма пыльца и спор по группам в некоторых случаях превышает указанное общее количество пыльца и спор, так как пыльца иногда подсчитывалась дополнительно после вычисления общего состава спектров.

ФОРМИРОВАНИЕ СПОРОВО-ПЫЛЕВЫХ СПЕКТРОВ ПУСТЫНЬ СРЕДНЕЙ АЗИИ 121

Дельта Аму-Дарьи (близ пос. Кегейли)

Ежедневное улавливание пыли производилось с 15 апреля по 29 мая с экспозицией пластинок в течение 11—12 час. Затем пыльца улавливалась с 11 по 21 июня при экспонировании пластинок в течение 1—3 суток. Площадь улавливания с 24 апреля по 17 мая составляла 216 см^2 , а с 18 мая по 21 июня — 300 см^2 . Пластины устанавливались на высоте около 2,5 м.

Состав пыли и спор, уловленных из воздуха в районе

Состав пыли и спор	Даты				
	24.IV	25.IV	26.IV	27.IV	29.IV
Общее число подсчитанных пылевых зерен и спор	31	21	565	51	77
Общий состав					
Пыльца древесных пород	4*	12*	5	14	7
Пыльца кустарников и трав	26*	9*	95	86	92
Споры	1*	—	Ед.	—	1
Пыльца древесных пород					
<i>Pinus</i>	—	1*	—	—	—
<i>Salix</i>	3*	10*	24*	4*	2*
<i>Carpinus</i>	1*	1*	2*	3*	2*
<i>Corylus</i>	—	—	—	—	—
<i>Betula</i>	—	—	—	—	—
<i>Alnus</i>	—	—	3*	—	1*
<i>Quercus</i>	—	—	—	—	—
<i>Ulmus</i>	—	—	1*	—	—
Число подсчитанных пылевых зерен . . .	4	12	30	7	5
Пыльца кустарников и трав					
<i>Ephedra</i>	—	—	Ед.	—	—
Gramineae	8*	1*	3	9	4
Cyperaceae	—	—	1	2	1
<i>Calligonum</i>	—	—	Ед.	—	—
Chenopodiaceae	2*	2*	82	57	77
<i>Artemisia</i>	1*	—	4	10	6
Прочие	15* ¹	6* ¹	10	22	12
Число подсчитанных пылевых зерен . . .	26	9	536	44	71
С п о р ы					
Bryales	—	—	2*	—	1*
Sphagnales	1*	—	—	—	—
Polypodiaceae	—	—	—	—	—
Продолжительность улавливания в часах . .	11	12	12	11	11
Общее количество уловленной пыли . . .	31	21	18000**	51	77

¹ Преимущественно пыльца Rosaceae.² Преимущественно пыльца Tamaricaceae.

ФОРМИРОВАНИЕ СПОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ ПУСТЫНЬ СРЕДНЕЙ АЗИИ 123

Рассмотрим сначала данные за время с 24 апреля по 13 мая (как и для Небит-Дага). В этот период были отмечены ветры переменных направлений.

В спектрах абсолютно преобладает пыльца кустарников и трав (86—100%). Как правило, основная масса пыльцы принадлежит маревым. В составе пыльцы, уловленной в течение 12 и 13 мая, резко повысилось количество пыльцы эфедры и кандыма. Пыльца древесных пород встречается в меньшем количестве, чем в районе Небит-Дага (до 14%). Наряду

Таблица 3

дзельты Аму-Дарьи, к северу от г. Нукуса (пос. Кегейли)
(в ‰)

отбора проб									
3-4.V	5.V	6.V	7.V	8.V	9.V	10.V	11.V	12.V	13.V
403	469	493	20	288	169	134	175	384	35
5	2	3	6*	2	Ед.	13	Ед.	1	2*
95	98	95	9*	97	100	87	100	99	33*
—	—	2	5*	1	—	—	—	Ед.	—
1*	—	1*	5*	—	—	—	—	—	—
17*	7*	12*	—	7*	1*	17*	—	2*	—
—	2*	1*	—	—	—	—	—	—	1*
3*	—	—	1*	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	1*	3*	1*
1*	1*	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1*	1*	—	—	—	—	—	—	—
22	11	15	6	7	1	17	1	5	2
1	—	—	—	Ед.	—	—	—	11	13*
—	5	1	—	2	3	1	2	<1	—
2	2	Ед.	—	Ед.	—	1	—	<1	1*
Ед.	—	1	—	1	1	3	35	67	15*
93	73	90	8*	76	91	89	56	12	1*
1	4	5	1*	4	2	2	6	6	2*
3	16 ¹	3	—	17 ²	3	4	1	3	1*
381	456	466	9	277	168	117	174	378	33
—	2*	11*	3*	4*	—	—	—	1*	—
—	—	—	2*	—	—	—	—	—	—
—	—	1*	—	—	—	—	—	—	—
12	12	12	12	12	12	12	12	12	12
403	469	493	20	1000	222	250	555	384	35

Состав пыльцы и спор, уловленных из воздуха, в рай

Состав пыльцы и спор	Даты от						
	15.V	16.V	17.V	18.V	19.V	20.V	21.V
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	120	35	60	46	192	13	21
Общий состав							
Пыльца древесных пород	4	1*	2	17	41	2*	1*
Пыльца кустарников и трав	96	34*	98	70	89	11*	20*
Спores	—	—	—	13	Ед.	—	—
Пыльца древесных пород							
<i>Abies</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinus</i>	1*	1*	—	2*	6*	1*	1*
<i>Salix</i>	3*	—	1*	5*	10*	—	—
<i>Juglans</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carpinus</i>	1*	—	—	—	2*	—	—
<i>Betula</i>	—	—	—	—	1*	1*	—
<i>Alnus</i>	—	—	—	—	2*	—	—
<i>Quercus</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ulmus</i>	—	—	—	1*	—	—	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен	5	1	1	8	21	2	1
Пыльца кустарников и трав							
<i>Ephedra</i>	10	4*	—	—	9	1*	7*
Gramineae	16	2*	7	3*	17	—	—
Cyperaceae	9	—	15	1*	9	4*	1*
<i>Calligonum</i>	13	4*	7	—	11	1*	6*
Chenopodiaceae	34	11*	60	16*	29	2*	4*
Elacagnaceae	—	—	—	—	—	—	—
<i>Artemisia</i>	2	—	4	2*	8	2*	2*
Прочие	16	13*	7	10*	17	1	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен	115	34	59	32	170	11	20
Спores							
Bryales	—	—	—	6*	1*	—	—
Sphagnales	—	—	—	—	—	—	—
Polypodiaceae	—	—	—	—	—	—	—
Продолжительность улавливания в часах	12	12	12	12	12	12	12
Общее количество уловленной пыльцы	120	35	60	46	192	13	21

с пылью пвы, являющейся продукцией местных растений, обнаружена пыльца граба, ольхи, орешника, вяза, сосны и березы, причем наиболее часто встречается пыльца граба. Количество спор незначительно. Интересно отметить, что, наряду со спорами зеленых мхов, обнаружено несколько спор сфагнума и одна спора папоротника (табл. 3).

В составе пыльцы, уловленной в течение последующего времени, вплоть до конца мая, существенных изменений в составе спектров не отмечается, только в группе пыльцы кустарников и трав увеличивается ко-

ФОРМИРОВАНИЕ СПОРОВО-ПЫЛЦЕВЫХ СПЕКТРОВ ПУСТЫНЬ СРЕДНЕЙ АЗИИ 125

Таблица 4

южная дельта Аму-Дарьи, к северу от г. Нукуса (пос. Кегейли)
(в %)

бора проб											
22.V	23.V	24.V	25.V	27.V	28.V	29.V	11—14.VI	14—17.VI	17—18.VI	18—21.VI	
169	184	65	92	46	1008	301	838	1328	628	392	
5	3	—	—	—	Ед.	1	<1	6	8	5	
93	96	100	100	100	100	99	99	93	92	94	
2	1	—	—	—	Ед.	—	<1	1	Ед.	1	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	
—	—	—	—	—	—	1*	5*	94	81	16*	
3*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	1*	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
2*	6*	—	—	—	2*	2*	—	6	15	3*	
1*	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	
—	—	—	—	—	1*	1*	—	—	—	—	
2*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
9	6	—	—	—	4	4	5	101	48	19	
8	9	8	10	—	3	4	<1	Ед.	<1	—	
14	2	—	—	—	8	5	77	68	59	40	
6	2	—	—	9*	1	1	2	3	3	3	
5	1	2	3	—	3	1	<1	—	—	—	
29	50	3	11	8*	7	47	15	19	34	46	
5	24	82	74	26*	48	34	1	Ед.	<1	—	
20	1	5	—	—	6	1	1	»	Ед.	1	
13	11	—	2	3*	24	7	3	10	3	10	
157	176	65	92	46	1003	298	831	1217	578	370	
1*	1*	—	—	—	1*	—	2*	10*	2*	3*	
2*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	1*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
11	11	12	12	12	12	12	72	72	25	34	
169	184	65	92	46	1402	301	22000**	24250**	9500**	5300**	

количество пыльцы некоторых растений, в частности лоха (Elaeagnaceae) (табл. 4).

Для состава пыльцы, уловленной с 11 по 21 июня, характерно присутствие древесной пыльцы в количестве <10%, принадлежащей почти исключительно сосне и березе. При суммировании данных за период с 15 до 29 мая и с 11 до 21 июня содержание пыльцы сосны составляет 72,5%, березы — 13%, ивы — 9,5%, ольхи — 2%; обнаружены также пыльцевые зерна сли, вяза, грецкого ореха, дуба и граба. Вполне оче-

Состав пыльцы и спор, уловленных из воздуха в

Состав пыльцы и спор	Даты от					
	20.IV	22— 24.IV	24— 27.IV	27— 28.IV	28.IV— 1.V	1—2.V
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	519	920	497	485	701	753
Общий состав						
Пыльца древесных пород	2	Ед.	2	Ед.	Ед.	Ед.
Пыльца кустарников и трав	98	100	98	100	100	100
Споры	—	—	Ед.	—	Ед.	Ед.
Пыльца древесных пород						
<i>Pinus</i>	—	—	—	—	1*	—
<i>Juglans</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Carpinus</i>	—	1*	14*	—	—	1*
<i>Corylus</i>	—	—	2*	—	—	—
<i>Betula</i>	11*	3*	10*	1*	1*	3*
<i>Alnus</i>	—	—	1*	—	1*	—
<i>Quercus</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Ulmus</i>	—	—	1*	—	—	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен . . .	11	4	28	1	3	4
Пыльца кустарников и трав						
<i>Ephedra</i>	—	—	33	92	84	86
Gramineae	2	4	8	—	1	Ед.
<i>Calligonum</i>	—	—	10	—	5	5
Chenopodiaceae	94	93	40	1	10	8
<i>Artemisia</i>	—	—	2	1	Ед.	Ед.
Прочие	4	3	7	6	»	1
Число подсчитанных пыльцевых зерен . . .	508	917	484	484	697	750
Споры						
Bryales	—	—	3*	—	20*	3*
Eucorodiaceae	—	—	—	—	—	—
Продолжительность улавливания в часах . .	9	25	70	36	72	35
Общее количество уловленной пыльцы . . .	519	920	1000	1700**	4700**	33700**

видно, что увеличение роли пыльцы сосны связано со временем цветения этой породы и направлением ветра¹. В группе пыльцы кустарников и трав, по данным за период с 11 по 21 июня, преобладает пыльца злаков и маревых.

Сравнивая данные за период с 15 мая до 21 июня 1954 г. для района современной дельты Аму-Дарьи (см. табл. 4) с данными, относящимися к концу мая и июню 1953 г. для района Сарыкамыш и древней дельты Аму-Дарьи (см. табл. 1), мы видим, что они аналогичны (некоторые различия в составе спектров не имеют существенного значения).

Таким образом, данные наблюдений показывают, что запас пыльцы древесных пород в апреле — июне в районе современной дельты Аму-Дарьи

¹ Во второй декаде июня преобладали ветры северного направления.

Таблица 5

юго-восточных Каракумах в районе ст. Репетек

бора проб										
3.V	4.V	5—6.V	6.V	7.V	7—8.V	8—11.V	12—15.V	15.V	16—17.V	18—19.V
1230	333	507	37	1044	305	183	226	86	95	56
Ед.	—	1	3	8	1	6	1	—	2	9
100	100	99	97	89	98	93	99	100	98	91
—	—	—	—	3	1	1	—	—	—	—
—	—	—	—	—	1*	1*	—	—	—	—
—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	1*	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6*	—	4*	1*	99	2*	10*	11*	—	1*	5*
—	—	1*	—	—	—	—	—	—	1*	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	—	5	1	105	3	11	12	—	2	5
77	78	55	55	20	31	8	28	36	47	25
Ед.	—	1	5	3	3	6	3	2	5	30
20	18	22	17	61	54	75	36	44	24	12
1	2	15	14	9	6	6	7	12	13	19
—	—	1	3	2	1	—	2	1	5	4
2	2	6	6	5	5	5	24	5	6	10
1224	333	504	36	930	300	170	224	86	93	51
—	—	—	—	27*	2*	2*	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	12	24	12	12	Ист данных	72	72	10	31	24
1230	3630**	7960**	37	1225	305	200	1700	86	95	56

имеет место, но содержание древесной пыли в воздухе сравнительно невелико (как правило, <10%). Выпадение на поверхность пластинок пыльцевых зерен граба и некоторых других широколиственных пород, можно, по-видимому, объяснить заносом их с запада.

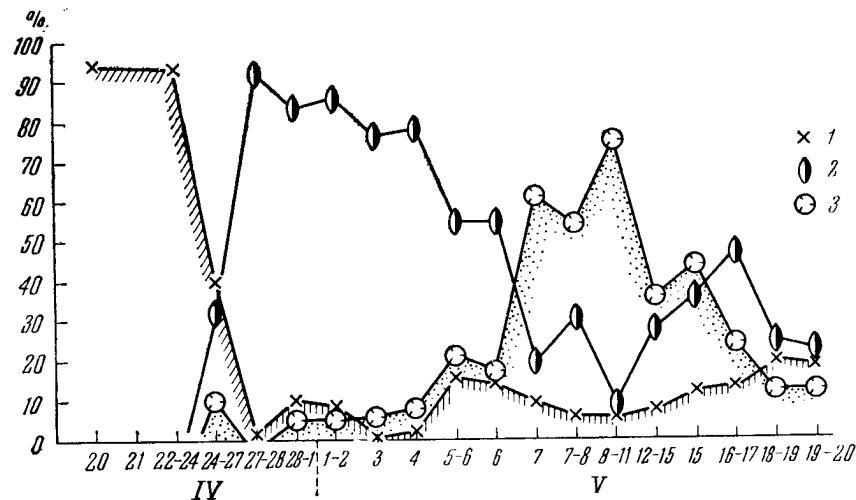
Юго-восточные Каракумы (ст. Репетек)

Пункт, в котором проводились наблюдения в юго-восточных Каракумах, находится в районе с относительно богатым растительным покровом из черного саксаула с примесью эфедры, кандыма и других форм растительности пустынь.

Непрерывные наблюдения производились с 20 апреля по 19 мая. Пластины устанавливались на бархане на высоте 1 м, в нескольких десят-

ках метров от массива черносаксаульника. Длительность экспозиции пластинок была различной, от 9 часов до трех суток. Поверхность улавливания составляла 216 см².

Здесь, как и в других пунктах, вынала главным образом пыльца кустарников и трав, составляющая 91—100% всей суммы пыльцы и спор. В зависимости от времени цветения отдельных групп растений основной компонент в составе пыльцы кустарников и трав изменяется. Так, пыльца,



Фиг. 4. Зависимость состава содержащейся в воздухе пыльцы от времени массового цветения растений. Ст. Ренетек, апрель—май 1954 г.

1 — Chenopodiaceae; 2 — Ephedra; 3 — Calligonum.

выпавшая на стекла с 20 до 27 апреля, во время цветения саксаула, принадлежит главным образом маревым, среди пыльцы, выпавшей с 27 апреля по 6 мая, абсолютно преобладает пыльца эфедры, с 7 мая резко увеличивается количество пыльцы кандыма. К концу периода наблюдений количество пыльцы перечисленных выше растений уменьшается (фиг. 4).

Среди других компонентов спектра в этой группе более или менее постоянно встречается пыльца злаков, осок, полыней, сложноцветных и бобовых. Количество пыльцы древесных пород не превышает 9% всей суммы пыльцы и спор. В составе этой группы пыльцы была обнаружена пыльца сосны, березы, ольхи, вяза, дуба, граба, грецкого ореха и орешника. Наиболее постоянно и в большем количестве, чем пыльца других древесных пород, отмечалась пыльца березы (табл. 5).

Малое количество и редкая встречаемость пыльцы широколиственных пород свидетельствуют о том, что значение западных ветров для заноса пыльцы древесных пород с Кавказа и Ирана в юго-восточные Каракумы сравнительно невелико. В свою очередь, постоянное присутствие пыльцы березы указывает на другие источники дальнего заноса пыльцы в эту часть Средней Азии.

Сопоставление результатов определений пыльцы, уловленной в 1953 и 1954 гг., по всем пунктам наблюдений позволяет сделать следующие выводы.

1. В составе содержащейся в воздухе пыльцы растений наблюдается сезонность, связанная с периодами цветения отдельных групп растений

как местных травянистых и кустарниковых форм, так и древесных (лесообразующих), произрастающих на значительном расстоянии от этого района.

2. В прикаспийской части пустыни во время цветения ряда древесных пород, в частности граба, при наличии западных ветров пыльца древесных пород может составлять около 50% всей пыли, содержащейся в воздухе, а в районе Сарыкамыш и дельты Аму-Дарьи, по-видимому, в среднем около 10%.

3. В условиях пустынь Средней Азии пыльца древесных пород может быть занесена на расстояние в несколько сотен километров от места их произрастания.

4. Возможен занос единичных спор сфагновых мхов, плаунов и папоротников.

ПРОБЫ С ПОВЕРХНОСТИ ПОЧВЫ

Образцы с поверхности почвы были собраны в ряде пунктов (в 29 точках) в пределах Центральных Каракумов, на территории древней дельты Аму-Дарьи, Сарыкамышской котловины и в Западной Туркмении (фиг. 5).

Рассмотрим результаты спорово-пыльцевого анализа проб из отдельных участков.

Центральные Каракумы (фиг. 5, I)

Пробы с поверхности почвы из Центральных Каракумов представляют собой песок. Как видно из табл. 6, они бедны пылью.

В трех пробах (из десяти) пыльца не была обнаружена, в четырех пробах ее было очень мало и только в трех пробах (точки 14, 15 и 18), взятых со склонов котловины, удалось выделить такое количество пыльцевых зерен, которое позволило подсчитать соотношения основных групп пыли и спор.

Данные анализа показывают, что в пробах преобладает пыльца кустарников и трав. Среди пыли древесных пород, несомненно занесенной издалека, встречается пыльца сосны, ольхи, граба, березы, ивы и бука. Ее количество составляет, с учетом данных трех проб (точки 14, 15 и 18), < 10% суммы пыли и спор. В группе спор, наряду со спорами зеленых мхов, обнаружена также одна спора папоротника.

Следовательно, для проб песка, с поверхности почвы из Центральных Каракумов характерны малая концентрация пыли, преобладание пыли кустарников и трав, присутствие небольшого количества занесенной пыли древесных пород.

Следует особо остановиться на пробах с такыра в 5 км к югу от Куртына (см. фиг. 5, I, точка 20). Здесь было отобрано три образца такырной глины с глубины 0—2, 3—4 и 25 см (табл. 7).

Данные анализа поверхностной пробы с такыра указывают на большую сравнительно с пробами с поверхности песка концентрацию пыли, более высокое содержание и большее разнообразие пыли древесных пород (преобладает пыльца граба и ольхи). Спектры образцов с глубины 3—4 и 25 см почти совпадают со спектром поверхностной пробы. Это подтверждает, что отличия в характере спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб песка и такырной глины не случайны.

Таблица 6

Состав пыльцы и спор в пробах с поверхности почвы из Центральных Каракумов
(в %)

Состав пыльцы и спор	№ точек						
	10	11	12	14	15	16	18
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен	23	8	6	246	240	22	131
Общий состав							
Пыльца древесных пород	1*	1*	—	7	6	—	2
Пыльца кустарников и трав	22*	7*	6*	92	94	22*	88
Споры	—	—	—	1	—	—	10
Пыльца древесных пород							
<i>Pinus</i>	1*	1*	—	5*	5*	—	1*
<i>Salix</i>	—	—	—	1*	—	—	—
<i>Carpinus</i>	—	—	—	4*	3*	—	—
<i>Betula</i>	—	—	—	1*	2*	—	1*
<i>Alnus</i>	—	—	—	6*	5*	—	—
<i>Fagus</i>	—	—	—	—	1*	—	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен	1	1	—	17	16	—	2
Пыльца кустарников и трав							
<i>Ephedra</i>	—	1*	1*	16	5	1*	—
Gramineae	—	—	—	3	1	—	3
<i>Calligonum</i>	—	—	3*	8	2	—	—
Chenopodiaceae	3*	3*	1*	22	12	2*	64
Plumbaginaceae	—	—	—	18	Ед.	1*	12
<i>Artemisia</i>	17*	1*	—	8	3	6*	1
Прочие	2*	2*	1*	25	77	12*	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен	22	7	6	226	222	22	116
Споры							
Bryales	—	—	—	3*	1*	—	13*
Polypodiaceae	—	—	—	—	1*	—	—
Концентрация пыльцы на 1 г породы	<1	<1	<1	Нет данных	40	<1	12

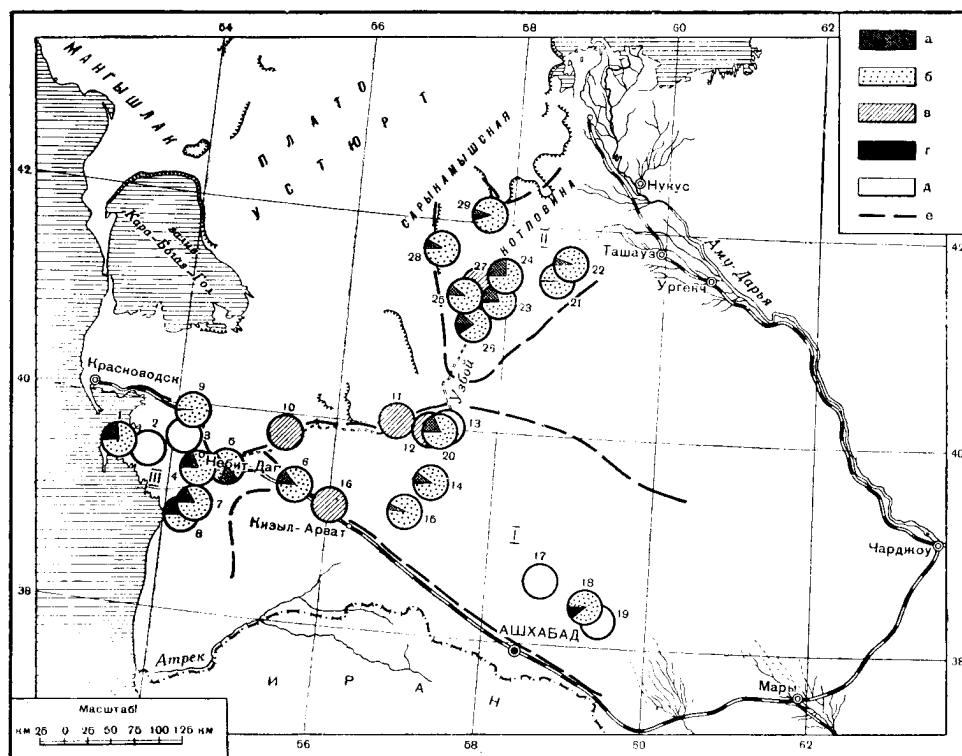
Таблица 7
 Состав пыльцы и спор в образцах такырной глины в 5 км к югу
 от Куртыша
 (в %)

Состав пыльцы и спор	Глубина отбора проб (в см)		
	0—2	3—4	25
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	470	205	80
Общий состав			
Пыльца древесных пород	19	14	19
Пыльца кустарников и трав	80	85	80
Споры	1	1	1
Пыльца древесных пород			
<i>Pinus</i>	3	1	1*
<i>Juglans</i>	—	1	—
<i>Carpinus</i>	25	20	7*
<i>Corylus</i>	3	6	—
<i>Betula</i>	3	1	—
<i>Alnus</i>	63	64	7*
<i>Quercus</i>	—	1	—
<i>Fagus</i>	1	3	—
<i>Ulmus</i>	2	3	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен . .	113	148	15
Пыльца кустарников и трав			
<i>Ephedra</i>	18	22	27
Gramineae	1	1	1
<i>Calligonum</i>	1	3	5
Chenopodiaceae	11	12	12
Elaeagnaceae	1	Ед.	3
Plumbaginaceae	1	1	—
<i>Artemisia</i>	31	36	43
Прочие	36	25	9
Число подсчитанных пыльцевых зерен . .	270	174	64
Споры			
Bryales	3*	3*	1*
Polypodiaceae	1*	2*	—
Концентрация пыльцы на 1 г породы . .	266	1040	2

Древняя дельта Аму-Дарьи и Сарыкамышская котловина
 (см. фиг. 5, II)

На территории древней дельты Аму-Дарьи и Сарыкамышской котловины были отобраны пробы с поверхности такыров и солончаков. Пыльца и споры содержатся в большем или меньшем количестве во всех пробах (табл. 8).

Как и в пробах песка из Центральным Каракумов, здесь преобладает пыльца кустарников и трав (73—99%). Наиболее постоянным компонентом является пыльца полыни, маревых и эфедры. Древесная пыльца представлена в количестве от 1 до 25%, причем ее состав разнообразнее, чем



Фиг. 5. Спорово-пыльцевые спектры проб с поверхности почвы.

1 — п-ов Челекен; 2 — шор Уаун-Су; 3 — ст. Джебел; 4 — шор Кель-Кор, 16 км к ю.-в. от г. Небит-Дага; 5 — шор Кель-Кор у ст. Айдин и 16-го разъезда; 6 — ст. Шаумин; 7—8 — овраг Гиурки; 9 — Тап-Арват; 10 — правый берег Узбой на широте оз. Яехан; 11 — колодец Игды; 12 — левый берег Узбой у колодца Куртыш; 13 — 1,5 км к ю. от колодца Куртыш; 14—12 км южнее колодца Кир-шил; 15 — район геодезического знака Елеочен; 16 — урочище Аян-Каракум; 17 — колодец Кызыл-Ай-гыр; 18 — 6 км к с.-з. от колодца Кырк-кую; 19 — 8 км к ю.-в. от колодца Кырк-кую; 20 — 5 км к ю. от колодца Куртыш; 21 — 2 км к ю. от холма Гиур-Капа; 22 — развалины крепости Шах-Сенем; 23 — урочище Еды-Хауз; 24 — кладбище Заги-баба; 25 — колодец Чарыш; 26 — юго-западный залив Сарыкамыш; 27 — южная часть Сарыкамышской котловины; 28 — западная часть Сарыкамышской котловины; 29 — с.-в. часть Сарыкамышской котловины; 1 — Центральные Каракумы; 11 — Сарыкамышская котловина и древняя дельта Аму-Дарьи; 111 — Западная Туркмения; а — пыльца древесных пород; б — то же, кустарников и трав; в — то же, незначительное количество; г — споры; д — пыльца и споры отсутствуют; е — границы районов.

П р и м е ч а н и е. При составлении круговой диаграммы данные по ст. Айдин и 16-му разъезду объединены.

в пробах из Центральных Каракумов. Наиболее часто отмечается пыльца ольхи, граба и сосны. Обращает на себя внимание присутствие в ряде проб спор папоротников.

Сравнивая эти данные с данными анализа поверхностных проб из Центральных Каракумов, мы видим, что в районе Сарыкамыш и древней дельты Аму-Дарьи увеличивается роль пыльцы древесных пород (в основном ольхи, граба и сосны), чаще встречаются споры папоротников. Состав пыльцы кустарников и трав более или менее аналогичен на всей территории.

Рассмотренные выше данные анализа поверхностной пробы с такыра к югу от Куртыша указывают, что ее спектр сходен со спектрами поверхностных проб из района Сарыкамыш и древней дельты Аму-Дарьи. Можно предполагать, что в данном случае накопление пыльцы на поверхности почвы происходит аналогично.

ФОРМИРОВАНИЕ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ ПУСТЫНЬ СРЕДНЕЙ АЗИИ 13

Таблица 8

Состав пыльцы и спор в пробах с поверхности почвы в древней дельте Аму-Дарьи и Сарыкамышской котловине

(в %)

Состав пыльцы и спор	№ точек								
	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен	173	128	179	137	289	202	9	148	26
Общий состав									
Пыльца древесных пород	1	7	20	25	10	12	—	7	15
Пыльца кустарников и трав	99	93	78	73	89	78	9*	93	81
Споры	—	—	2	2	1	10	—	—	4
Пыльца древесных пород									
<i>Pinus</i>	1*	3*	5	10	25	7	—	17*	3*
<i>Carpinus</i>	—	5*	31	18	15	26	—	6*	1*
<i>Corylus</i>	—	—	3	3	—	4	—	—	—
<i>Betula</i>	1*	—	—	—	2	—	—	—	—
<i>Alnus</i>	—	1*	61	69	52	59	—	2*	—
<i>Quercus</i>	—	—	—	—	3	4	—	—	—
<i>Fagus</i>	1*	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Tilia</i>	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Ulmus</i>	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен . .	3	9	36	38	105	27	—	25	4
Пыльца кустарников и трав									
<i>Ephedra</i>	2	3	8	5	3	6	1*	3	3*
Gramineae	1	1	5	8	2	2	1*	2	2*
<i>Calligonum</i>	—	—	3	Ед.	1	Ед.	—	Ед.	—
Chenopodiaceae	36	31	45	13	24	21	7*	72	9*
Elaeagnaceae	—	1	—	—	Ед.	Ед.	—	Ед.	—
Plumbaginaceae	57	1	—	—	—	—	—	»	—
<i>Artemisia</i>	3	3	28	29	52	12	—	—	3*
Прочие	1	60 ¹	11	45 ¹	18	59	—	23	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен . .	170	119	140	170	258	156	9	134	21*
Споры									
Bryales	—	—	—	3*	2*	22*	—	—	—
Polypodiaceae	—	—	3*	2*	4*	—	—	1*	1*
Концентрация пыльцы на 1 г породы	13	<10	36	Нет данных	2450	Нет данных	<1	20	<10

¹ Преимущественно пыльца Compositae

Западная Туркмения (см. фиг. 5, III)

В этом районе пробы были собраны с поверхности такыров, шоров и барханов. Нам, как уже указывалось, была также предоставлена проба с побережья п-ова Челекен.

Количество пылцы в пробах с поверхности почвы различно. В двух пробах пылца не была обнаружена. Мало пылцы было в пробах песка с шора Кель-Кор. Остальные пробы оказались богатыми пылцой.

Рассмотрим результаты спорово-пыльцевого анализа этих проб (табл. 9).

В 2 км западнее Таш-Арвата (точка 9) поверхностная проба почвы была взята в северной части гор Большие Балханы на пологом склоне долины со щебнистой почвой. По характеру растительности это полынная степь. Основным компонентом спектра оказалась пылца полыни; было также обнаружено небольшое количество пылцы маревых, эфедры и некоторых других растений. Пылца древесных пород присутствует, но в очень малом количестве: несколько пыльцевых зерен ольхи, граба и одно пыльцевое зерно орешника (в сумме $<1\%$ общего количества пылцы).

Для всех остальных проб, содержащих пылцу, характерны прежде всего близкие соотношения соответствующих групп пылцы и спор. В составе пылцы кустарников и трав, на долю которой приходится от 75 до 83% суммы всей пылцы и спор, следует отметить как наиболее постоянный компонент пылцу маревых, эфедры и полыни.

Пылца древесных пород составляет 16—24% общего количества пылцы и спор. Около 50% всей пылцы древесных пород приходится на пылцу граба, несколько меньше — 14—39% — на пылцу ольхи, третье место принадлежит пылце сосны. Всего отмечена пылца десяти древесных пород. Споры, составляющие небольшой процент от суммы подсчитанной пылцы и спор, представлены спорами папоротников и зеленых мхов.

При сравнении спорово-пыльцевых спектров проб с поверхности солончаков и такыров из Западной Туркмении и района Сарыкамыш и древней дельты Аму-Дарьи мы видим, что они имеют явное сходство между собой, а также со спектрами, полученными для такыра южнее Куртыша.

Это сходство выражается в следующем.

1. Соотношения групп пылцы и спор для разных пунктов достаточно близки: содержание пылцы древесных пород составляет в большинстве случаев 10—25%, пылцы кустарников и трав — 70—90%, спор — $<10\%$.

2. Основным компонентом в составе пылцы древесных пород является пылца ольхи и граба, а в ряде пунктов также пылца сосны.

3. Наиболее характерным компонентом в составе пылцы кустарников и трав является пылца маревых, полыни и эфедры.

4. Достаточно часто встречаются споры папоротников.

Следует отметить, что пробы взяты на значительных расстояниях друг от друга, а также от районов произрастания древесных пород.

На диаграмме (фиг. 6) изображен общий состав пылцы и спор в пробах с поверхности такыров и солончаков и состав пылцы древесных пород в точках, находящихся на разных расстояниях от районов произрастания древесных пород. Расстояние определялось по прямой от побережья Апшеронского полуострова и иранского побережья Каспия.

Мы видим, что процентные соотношения групп пылцы и спор более или менее сохраняют свое значение от п-ова Челекен до восточного склона

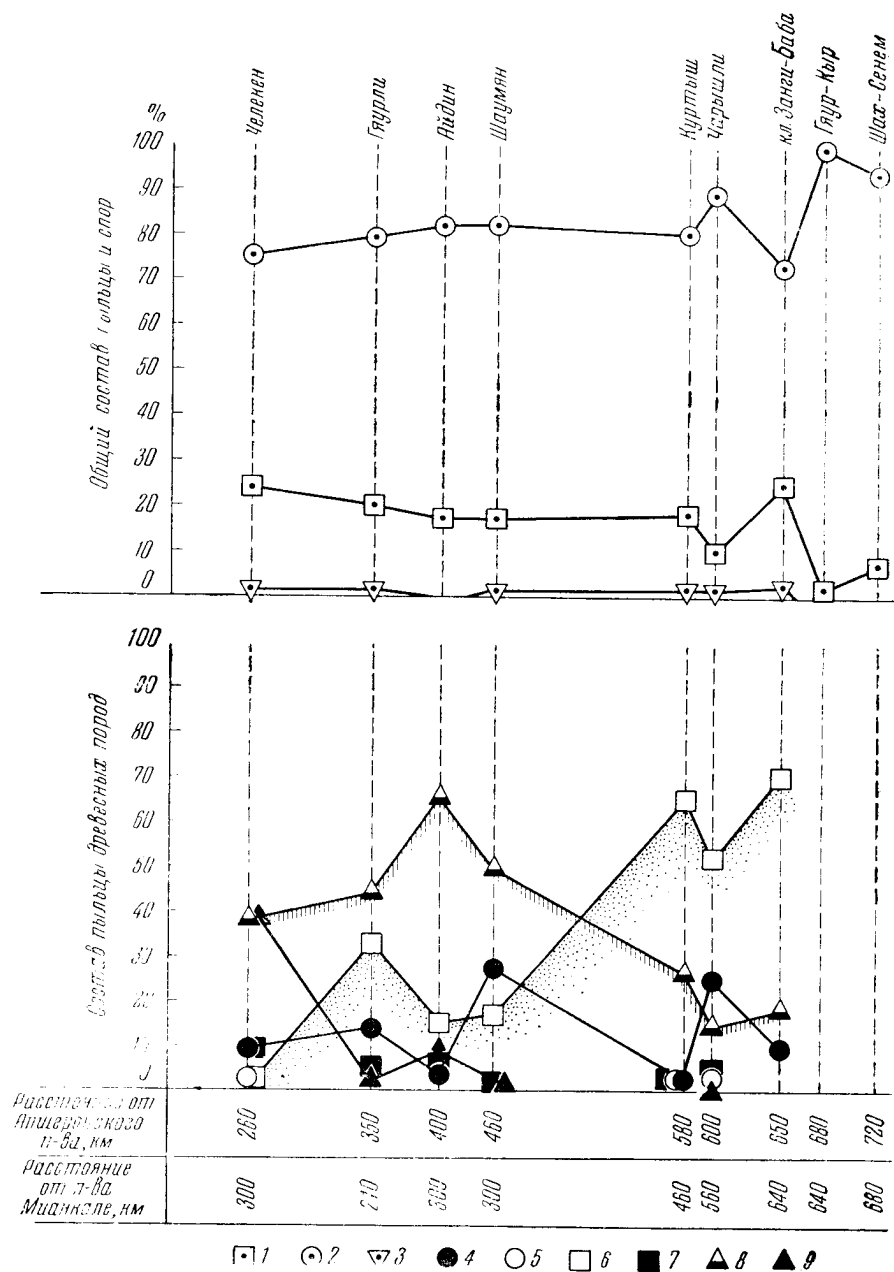
Таблица 9

Состав пыльцы и спор в пробах с поверхности почвы из Западной Туркмении
(в %)

Состав пыльцы и спор	№ точек							
	1	4	5	5 (a)	6	7	8	9
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор . .	144	20	31	277	271	182	703	312
Общий состав								
Пыльца древесных пород . .	24	4*	16	17	17	18	20	1
Пыльца кустарников и трав	75	16*	81	82	83	82	79	99
Споры	1	—	3	1	Ед.	Ед.	1	—
Пыльца древесных пород								
<i>Pinus</i>	3*	—	2*	4	28	5	14	—
<i>Juglans</i>	—	—	—	—	<1	—	—	—
<i>Carpinus</i>	13*	3*	—	64	50	49	45	7*
<i>Corylus</i>	—	—	1*	4	<1	1	2*	1*
<i>Betula</i>	1*	—	1*	—	—	Ед.	—	—
<i>Alnus</i>	1*	—	—	14	17	39	33	4*
<i>Quercus</i>	3*	—	—	—	—	—	1	—
<i>Fagus</i>	13*	1*	—	8	2	1	3	—
<i>Ulmus</i>	—	—	—	6	2	5	3	—
<i>Tilia</i>	—	—	1*	—	—	—	1	—
Число подсчитанных пыльцевых зерен	34	4	5	49	110	270	138	12
Пыльца кустарников и трав								
<i>Ephedra</i>	1	—	1*	2	3	12	17	1
Gramineae	10	—	1*	1	2	Ед.	1	—
<i>Calligonum</i>	2	—	—	11	Ед.	—	2	—
Chenopodiaceae	58	8*	3*	41	70	37	22	5
Plumbaginaceae	—	1*	3*	3	Ед.	Ед.	1	—
<i>Artemisia</i>	20	2*	2*	21	8	22	15	88
Прочие	9	5*	15*	21	17	29	42	6
Число подсчитанных пыльцевых зерен	108	16	25	229	225	150	557	300
Споры								
Bryales	2	—	—	1*	1*	—	—	—
Polypodiaceae	—	—	1*	—	5*	7*	6*	—
Концентрация пыльцы на 1 м ² породы	Нет данных	<1	<1	72	18500	2300	Нет данных	12000

Примечание. Точка 5 — 16-й разезд; точка 5(a) — ст. Айдин.

Сарыкамышской котловины, т. е. на протяжении около 400 км. График состава пыльцы древесных пород отражает роль пыльцы ольхи и граба как основных компонентов спорово-пыльцевого спектра. При этом в прикаспийской части территории преобладает пыльца граба, тогда как на участке Куртыш — восточный склон Сарыкамыша главную роль играет пыльца ольхи. Содержание пыльцы сосны не превышает 30%. Пыльца бука в



Фиг. 6. Состав пыльцы и спор в пробах с поверхности такыров и солончаков.

1 — пыльца древесных пород; 2 — то же, кустарников и трав; 3 — споры; 4 — пыльца сосны; 5 — то же, березы; 6 — то же, ольхи; 7 — то же, дуба, липы и вяза; 8 — то же, граба; 9 — то же, бука.

относительно большом количестве встречается только на Челекене (около 40%), а дальше к северо-востоку она присутствует лишь в количестве нескольких процентов от общего содержания пыли древесных пород, так же как и пыльца дуба, вяза и липы (взятая суммарно).

Следовательно, данные спорово-пыльцевого анализа проб с поверхности почвы позволяют сделать следующие выводы.

1. Пробы с поверхности такыров и солончаков отличаются от проб с поверхности песка как по концентрации пыли, так и по ее составу.

2. Пробы с поверхности такыров и солончаков, взятые в разных пунктах и на большом расстоянии друг от друга, обнаруживают сходство по составу пыли и спор.

3. Количество пыли древесных пород (заносной) в пробах с поверхности почвы может составлять до 20—25% всей суммы пыли и спор.

4. Занос пыли древесных пород, в том числе и широколиственных, в условиях пустынь Средней Азии возможен на расстояния, исчисляемые сотнями километров от места их произрастания.

5. Дальним заносом можно объяснить также нахождение единичных спор папоротников.

Разницу в концентрации и составе пыли в пробах, взятых с песчаной поверхности и с поверхности такыров, можно объяснить следующим образом.

Пыльца, выпадающая на увлажненную в весеннее время поверхность такыров, оседает на ней. По мере высыхания такыров их «улавливающая способность» уменьшается, и в дальнейшем пыльца перестает на них задерживаться.

Пыльца растений, выпадавшая весной на поверхность песков, по мере высыхания песка выдувается вместе с пылью. Часть пыльцевых зерен может быть при этом механически разрушена.

В марте—апреле западные ветры обуславливают занос пыли ольхи и граба, оседающей на увлажненную поверхность такыров. Позднее, во время цветения таких пород, как сосна и липа, заносимая сюда пыльца почти не задерживается ни на такырах, ни на песчаных поверхностях.

Таким образом, несомненно, что для формирования спорово-пыльцевых спектров в условиях пустынь, наряду с ветровым режимом, могут иметь большое значение характер «улавливающей» поверхности и сезонность ее увлажнения.

Хотя, как уже отмечалось, полученные нами данные следует считать неполными, фактический материал все же указывает, что приемы интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа при изучении пустынь должны отличаться от тех, которыми пользуются при изучении облесенных районов и вообще районов с богатым растительным покровом.

В условиях, аналогичных условиям в пустыне, т. е. на территориях с сильно разреженным растительным покровом, следует иметь в виду, что заносная пыльца древесных пород в отдельных случаях может составлять до $\frac{1}{4}$ всего количества пыли и спор. При этом разновозрастные отложения разной литологии (пески, глины) могут иметь несколько различные спорово-пыльцевые спектры. Ввиду того, что в условиях пустыни существенное значение для формирования спорово-пыльцевых спектров имеет ветровой режим, при интерпретации данных спорово-пыльцевого анализа могут быть приняты во внимание вопросы циркуляции атмосферы.

Вполне очевидно, что один факт нахождения пыли древесных пород еще не может быть достаточной основой для предположения о произрастании в данном районе соответствующих растений. Следует принимать во внимание количественные соотношения и экологические особенности

растений как древесных, так и травянистых, пыльца которых была обнаружена при анализе.

В дальнейшем при изучении четвертичных отложений пустынных областей необходимо стремиться к более детальным определениям пыльцы и спор.

Поскольку повышенное содержание пыльцы древесных пород в спектрах стенового типа, как мы видим, не всегда может быть показателем некоторой облесенности района, видовые определения пыльцы кустарников и трав помогут найти при палеогеографических исследованиях правильное решение для восстановления физико-географических условий изучаемой территории.

ЛИТЕРАТУРА

- Гричук В. П. Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. «Тр. Ин-та географии», т. 46. (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 3). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Гричук В. П. и Заклинская Е. Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и их применение в палеогеографии. М., 1948.
- Деревья и кустарники СССР, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- Деревья и кустарники СССР, т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- Заклинская Е. Д. Сопоставление состава растительности с продуцируемой ею пылью на примере участка в районе ст. Ак-Куль, Акмолинской области. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол.», 1946, т. 21, вып. 5.
- Заклинская Е. Д. Опыт определения дальности воздушной транспортировки спор папоротника *Dryopteris filix masculinum*. «Тр. Конфер. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г.». М., 1950.
- Заклинская Е. Д. Материалы к изучению состава современной растительности и ее спорово-пыльцевых спектров для целей биостратиграфии четвертичных отложений (широколиственный и смешанный лес). «Тр. Ин-та геол. наук», вып. 127. Геол. серия, № 48. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951.
- Мальгина Е. А. Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах Европейской части СССР. «Тр. Ин-та географии», т. 46 (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 3). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Пыльцевой анализ. М., 1950.
- Федорова Р. В. Количественные закономерности в распространении ветром пыльцы дуба. «Тр. Ин-та географии», т. 46 (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 3). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Федорова Р. В. Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем. «Тр. Ин-та географии», т. 52. (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 7). М., Изд-во АН СССР, 1952а.
- Федорова Р. В. Распространение пыльцы и спор текучими водами. Там же, 1952 б.
- Федорова Р. В. Лесные фазы в растительном покрове Ергеней и Ставрополя в позднем голоцене. «Тр. Ин-та географии», т. 63. (Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 13). М., Изд-во АН СССР, 1954.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск 77

Р. В. ФЕДОРОВА

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ БЕРЕЗЫ ВОЗДУШНЫМ ПУТЕМ

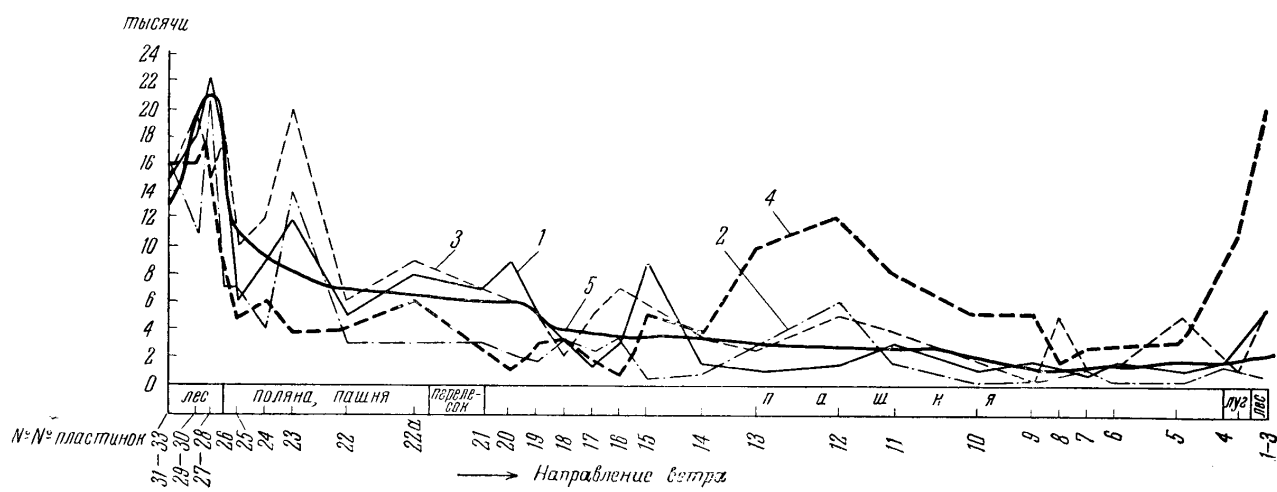
В связи с широким применением спорово-пыльцевого анализа в последние годы как в русской, так и в зарубежной литературе появился ряд статей о распространении пыльцы и спор растений воздушным путем. Интерес к этому вопросу вполне понятен, так как правильное представление о дальности заноса пыльцы по воздуху является необходимым условием при восстановлении истории растительного покрова по данным пыльцевого анализа.

Для большей части древесных пород закономерность в рассеивании их пыльцы воздушным путем отмечалась неоднократно. Так, например, выявлено, что на Русской равнине основная масса пыльцы таких широколиственных пород, как граб, дуб, бук и липа, распространяется на ограниченное расстояние, хотя не исключается и далекий занос пыльцы этих растений в малом количестве. Для мелколиственных пород (береза, ольха) в литературе отмечено распространение пыльцы на далекое расстояние от растений — источников этой пыльцы. Но вместе с тем еще нет достаточных количественных критериев, которые могли бы послужить основой для того, чтобы по ископаемой пыльце выяснить, имелись ли ранее леса из этих пород на исследуемой территории.

Пыльца березы в том или другом количестве отмечается почти во всех анализируемых образцах независимо от района исследования. В поверхностных пробах она найдена не только в пределах ареала березы, но и за его границами — в Прикаспийской низменности и в Средней Азии; при улавливании пыльцы растений из воздуха пыльцевые зерна березы выпадали далеко от ее ареала.

Перед нами стояла задача выяснить количественные показатели для пыльцы березы в условиях лесной области с березовыми лесами и для безлесной местности. С этой целью мы поставили опыты по улавливанию ее пыльцы из воздуха и провели анализы поверхностных проб почвы из березового леса и из окружающих его безлесных пространств.

Опыты производились в 60 км к юго-востоку от Москвы в период массового цветения березы — 13, 14 и 15 мая 1955 г. Стеклянные пластинки (9 на 12 см), смазанные глицерин-желатином, были выставлены на высоте 1 м в безлесной местности и на высоте 1, 1, 3, 2 и 2,6 м — в березовом лесу. Экспозиция пластинок в дневное время продолжалась с 7 час. утра до 7 час. вечера и в течение ночи с 14 на 15 мая с 7 час. вечера до 7 час. утра. Погода в это время была теплая, солнечная, осадки не выпадали, ветер был слабый (временами порывистый) до умеренного; его направление (с юго-запада) оставалось постоянным в течение всего указанного периода. Улавливание пыльцы производилось по профилю протяжением



Фиг. 1. Количество пылевых зерен березы, уловленных на 1 см² поверхности пластинок с 13 по 15 мая 1955 г.
1 — дневной улов пыльцы березы 15 мая; 2 — то же, 13 мая; 3 — то же, 14 мая; 4 — ночной улов пыльцы березы с 14 по 15 мая; 5 — средний дневной улов пыльцы березы.

4 км — от березового леса, к которому примыкает поляна, по вспаханному полю, лишенному цветущих растений и пересекаемому примерно в 400 м от поляны перелеском, до небольшого березового леса, переходящего в 400 м от опушки в крупный лесной массив и являющегося в дни наблюдений подветренным.

Улавливание велось по направлению ветра.

Результаты улавливания пыльцы представлены в табл. 1 и на диаграмме (фиг. 1). Из этих данных видно, что на 1 см² поверхности пластинок в течение 12 часов оседает значительное количество пыльцевых зерен, достигающее десятков тысяч. На протяжении всего профиля на пластинках были отмечены комочки пыльцевых зерен, причем выпадение наиболее крупных комочков (более 200 пыльцевых зерен) отмечалось в лесу.

Несмотря на некоторые небольшие отклонения в выпадении пыльцевых зерен, намечается следующая закономерность. В лесу и на поляне вблизи леса на 1 см² пластинки в один день в среднем осело более 12000 (от 5000 до 20 000), вне леса 3000 (от 1000 до 6000) пыльцевых зерен.

Кривая уловленных пыльцевых зерен показывает, что их содержание высоко в лесу, а на поляне вблизи леса оно резко падает. Второе снижение их количества наблюдается в 300 м от опушки перелеска. Дальше по профилю количество уловленной пыльцы почти не изменяется, и лишь в самом его конце, на расстоянии 800—900 м от опушки второго березового леса, опять отмечается очень небольшое снижение. Влияние ветра на распространение пыльцы воздушным путем выявилось весьма отчетливо: при улавливании по направлению ветра количество осевшей на стекла пыльцы уменьшается с увеличением расстояния от источника ее распространения — березового леса; в подветренном березовом лесу увеличение ее содержания не отмечается.

В пределах леса наблюдается повышенное выпадение пыльцы вблизи опушки, что неоднократно отмечалось нами и для широколиственных лесов (Шипов лес, Казацкий лес). По-видимому, это явление объясняется общими причинами — более обильным цветением деревьев на опушке леса.

В ночной период выпадение пыльцы березы имеет другие закономерности, чем в дневной. Как показало улавливание пыльцы в течение только одной ночи, в ночное время и в том и в другом лесу осело одинаково большое количество пыльцевых зерен, а, следовательно, что особенно интересно, и на участке, который днем являлся подветренным. Достаточно много пыльцы выпало в безлесной местности в середине профиля. Это приводит к предположению, что ночью наступило затишье и что выпадение пыльцы березы не прекращалось в течение всей ночи.

Наряду с выявленной нами закономерностью (обильное выпадение пыльцы березы из воздуха в лесу и сравнительно меньшее — вблизи леса), количественный учет пыльцы показал, что значительная часть пыльцевой продукции березового леса поступает в воздух и передвигается далее вместе с воздушными массами. Так, за пределами леса, на вертикально установленную на высоте 4 м пластинку, обращенную улавливающей стороной навстречу ветру, выпало за один день более 500 000 пыльцевых зерен березы, тогда как количество пыльцы, осевшей за это же время на горизонтально поставленную пластинку, было почти в десять раз меньше.

Перейдем к рассмотрению пыльцевых анализов поверхностных проб почвы, взятых по этому же профилю, которые отражают выпадение пыльцы березы за какой-то более или менее длительный срок. К сожалению, не во всех случаях имелась возможность отобрать такие пробы, поскольку безлесная часть профиля представляет собой пашню. В некоторых

Количество пылевых зерен березы, уловленных во время
(в тыс.)

Дата	ММ														
	33	32	31	30	29	28	27	26	25	24	23	22	22а	21	20
13 мая, день . . .	—	12	9	10	12	23	18	7	7	4	14	3	—	3	2
14 мая, день . . .	18	15	12	20	20	14	16	18	10	12	20	6	9	7	—
15 мая, день . . .	17	—	13	16	20	23	21	17	6	9	12	5	8	7	9
Среднее за день .	17	14	11	16	17	20	18	14	8	8	18	5	9	6	6
15 мая, ночь . .	15	11	21	21	17	26	9	9	5	6	4	4	6	—	11
Количество за сут- ки *	32	—	34	37	37	49	30	26	11	15	16	9	15	—	20

* Приблизительное количество пыли, выпадающей за один вегетационный пери-
Подмосковье длится около 10 дней (Долгошов. Календарь цветения главнейших ме-
об-во испыт. природы». М., 1948).

случаях пробы были взяты на задернованных обочинах дорог, пересекаю-
щих пашню.

Результаты анализа представлены в табл. 2 и на диаграмме (фиг. 2).

Результаты спорово-пыльцевого

Показатель	Содержание пыли				
	31—33	22—30	28	27	22
Пыльца древесных пород, в %	94	92	90	91	64
Пыльца травянистых растений, в % . .	4	7	9	7	30
Споры, в %	2	1	1	2	6
Пыльца березы, в %	73	83	57	59	41
Пыльца сосны, в %	22	14	38	35	42
Концентрация пыли березы, абс. коли- чество	1887	2529	1667	534	408
Концентрация пыли сосны, абс. коли- чество	569	425	1110	80	418
Соотношения концентраций пыли березы и сосны	3,3:1	5,7:1	1,5:1	1,7:1	0,9:1

При исследовании поверхностных проб мы произвели, в дополнение к обычным анализам, вычисление концентрации пыли березы, а также пыли сосны, и выявили соотношения между этими величинами. Таким путем мы пытались, помимо установления абсолютной концентрации пыли березы, выяснить ее относительную концентрацию. За постоянную величину мы приняли концентрацию пыли сосны, так как ее рассеивание происходит равномерно на большие расстояния; местные влияния в этом случае исключаются, так как вблизи исследованного участка нет крупных массивов соснового леса.

По соотношению пыли и спор пылевой спектр поверхностных проб почвы относится к лесному типу, что вполне закономерно для лес-

Таблица 1

ее цветения (13—15 мая) на 1 см² поверхности пластинки

пластинок																		
19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
2	3	2	3	<1	<1	3	6	2	1	<1	—	1	<1	<1	1	1	1	<1
5	2	5	7	—	3	2	5	4	—	<1	5	2	1	5	1	6	6	3
5	14	1	3	9	1	1	1	3	1	2	1	1	1	1	2	5	6	4
4	6	3	4	5	2	2	4	3	1	1	2	1	1	2	1	4	5	2
3	3	2	1	5	3	10	12	8	5	5	1	2	—	3	11	3	13	17
8	17	3	4	14	4	11	14	11	6	7	3	3	—	4	13	4	19	21

од, можно вычислить, увеличив эти цифры в десять раз, так как цветение березы в доносных растений Подмосквья. В сб.: «Календарь русской природы. Кн. 1. Моск.

ной зоны. Вместе с тем местное влияние растительного покрова достаточно хорошо выражено — в лесу преобладающее значение имеет пыльца березы. Концентрация пыльцы березы показывает три максимума, отмечен-

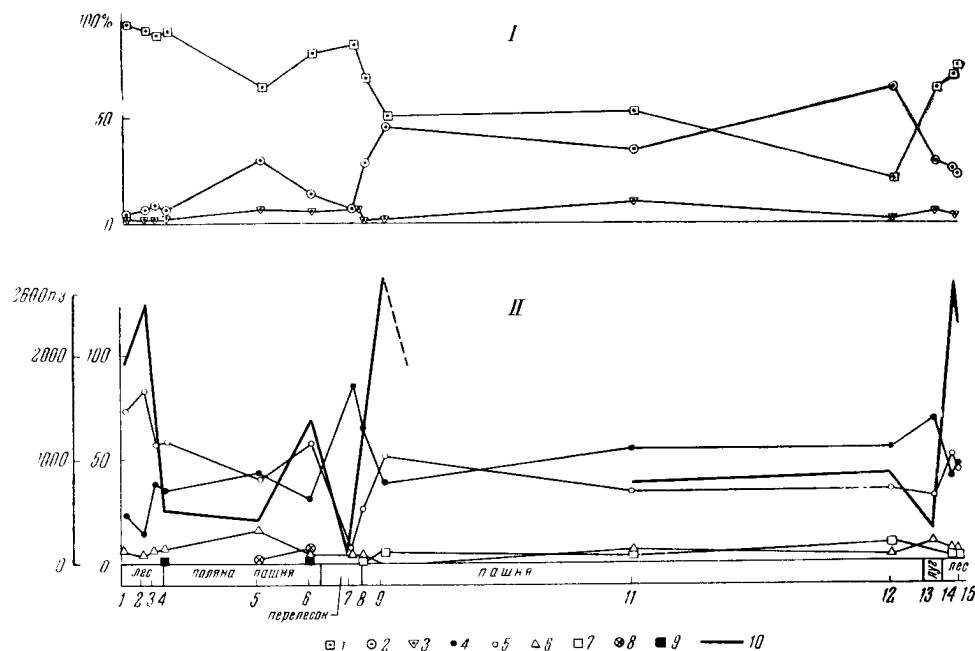
Таблица 2

анализа поверхностных проб почвы

цы и спор и № пластинок									
22a	22a—21	21	20	12	5	4			1—3
81	86	69	50	54	22	66	71		75
14	7	29	47	35	67	29	26		24
5	7	2	3	11	1	5	3		1
53	7	27	51	34	35	31	51		46
31	87	65	39	56	55	69	40		47
1213	25	1187	27	767	840	348	2579		2300
648	300	3028	2092	1263	1320	774	2223		2350
1,8:1	0,1:1	0,4:1	1,3:1	0,6:1	0,6:1	0,4:1	1,1:1		1:1

ных в пробах, взятых в лесу и на опушке перелеска. Таким образом, концентрация пыльцы березы в поверхностных пробах почвы также подтверждает наличие второго участка леса и более сильное влияние березового перелеска (вероятно, он образовался после вырубki березового леса), чем это отражено при эпизодическом улавливании пыльцы из воздуха. По соотношениям концентрации пыльцы березы и сосны вполне отчетливо выявилось влияние березового леса, расположенного с наветренной стороны — основного очага рассеивания пыльцы, и менее четко — влияние перелеска и второго леса с подветренной стороны.

Таким образом, пыльцевые спектры поверхностных проб почвы, взятых в лесу, по преобладанию в них пыльцы березы подтверждают нали-



Фиг. 2. Спорово-пыльцевые диаграммы поверхностных проб почвы.

I — общий состав пыльцы и спор; II — состав пыльцы древесных пород (в%) и концентрация пыльцы березы. 1 — пыльца древесных пород; 2 — пыльца травянистых растений; 3 — споры; 4 — пыльца сосны; 5 — то же, березы; 6 — то же, ели; 7 — то же, ольхи; 8 — то же, пшвы; 9 — то же, дуба; 10 — концентрации пыльцы березы.

ные березового леса. Концентрация пыльцы березы наиболее четко выявляет наличие березового леса даже в том случае, когда он разрежен вырубкой. За пределами леса преобладающее значение приобретает пыльца сосны дальнего заноса. Относительная встречаемость пыльцы березы, взятая в сравнении с пыльцой сосны, также отмечает в поверхностных пробах наличие березового леса.

Следовательно, данные пыльцевого анализа поверхностных проб почвы и эпизодических улавливаний пыльцы из воздуха показывают, что березовые леса и ближайшие к ним безлесные пространства отличаются по количеству пыльцевых зерен березы. Нам представляется, что результаты наших исследований могут быть использованы в практике пыльцевого анализа при решении вопроса о наличии или отсутствии на данной территории березовых лесов в прошлом.

В процессе исследований выявилось также, что огромное количество пыльцы березы, осыпающейся в березовых лесах, не находит полного отражения в поверхностных пробах почвы. Хотя в нашем распоряжении нет вполне сравнимых величин (концентрация пыльцы березы при улавливании ее из воздуха рассчитана на площадь в 1 см², а концентрация в поверхностных пробах почвы на 1 г навески), несоответствие между количеством оседающей из воздуха пыльцы и ее наличием в поверхностных пробах почвы очевидно. Кроме того, при анализах выявилось, что в поверхностных пробах почвы происходит частичное разрушение пыльцы: неоднократно были отмечены пыльцевые зерна березы и некоторых других растений с плохо сохранившейся оболочкой.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск 77

Р. В. ФЕДОРОВА

РАССЕИВАНИЕ ВОЗДУШНЫМ ПУТЕМ ПЫЛЬЦЫ ЗЛАКОВ

Пыльца злаков в ископаемом состоянии встречается довольно часто, но между встречаемостью ее при анализах и обилием в растительном покрове иногда наблюдается несоответствие.

Некоторые исследователи рассматривают это как результат плохой сохранности пыльцы, предполагая, что пыльца злаков, имеющая тонкую оболочку, более подвержена разрушению, чем пыльца других растений (Тюремнов и Коренева, 1953). В таком случае, учитывая, что сохранность пыльцы злаков иногда сильно варьирует в зависимости от условий ее захоронения, можно сделать вывод, что пыльцевые анализы не всегда правильно отражают участие этих растений в напочвенном покрове.

Однако отсутствие или малое количество пыльцы злаков в отложениях в тех зонах или районах, по которым известны другие доказательства их бывшего обилия, можно объяснить не ее разрушением, а другими причинами. Так, например, для некоторых травянистых растений (кипрея, валерьяны и др.) отмечена слабая способность пыльцы переноситься воздушным путем, и поэтому в пробах, взятых даже на ближайших расстояниях от этих растений, их пыльца может быть не отмечена (Федорова, 1956а).

Вопрос о дальности переноса пыльцы по воздуху давно привлекает внимание селекционеров. В результате ряда исследований, проведенных с целью выяснения вопроса, при каких расстояниях исключается перекрестное опыление культурных злаков, установилось мнение, что для устранения гибридизации культурных злаков достаточно километровой зоны.

Рассмотрим данные некоторых из этих исследований несколько подробнее. Н. В. Кулешов (1915) проводил опыты по улавливанию из воздуха пыльцы кукурузы. Стекланные пластинки с липкой поверхностью были поставлены на полях кукурузы в период ее цветения и вблизи них. Эти опыты показали, что пыльца кукурузы может разноситься на расстояние примерно до 90 м. Затем он повторил свои опыты и поставил их на посевах кукурузы площадью 450 м² и в недалеком расстоянии от него. При вторичных опытах пыльца кукурузы была уловлена в 213, 320, 426 и 533 м от посева, а при сильных ветрах на расстоянии в 639 м; в последнем случае пыльца кукурузы выпала на пластинки, выставленные на высоте 2 м. Последнее подтверждает возможность полета отдельных пыльцевых зерен далее этого расстояния. Поскольку такие результаты были получены при наблюдениях за переносом пыльцы злаков с крупными пыльцевыми

зернами¹, то можно предположить, что более мелкая пыльца видов *Gramineae* способна распространяться на еще большие расстояния.

К. А. Сорокин (1939) изучал распространение пыльцы пшеницы на полях Краснодарского сельскохозяйственного института. Пыльца улавливалась на стеклянные пластинки, выставившиеся на высоте колосьев (в 100—110 см от поверхности почвы) в массиве озимой пшеницы сорта Ставрополька-0328, площадью 5,5 га.

Количество пыльцы, выпавшей за 6 часов (с 10 час. утра до 4 час. дня) на 1 см² пластинки было следующим.

Расстояние от посева	Среднее количество пылевых зерен
10 м	163 шт.
50 »	88 »
100 »	69 »
300 »	51 »

Наряду с улавливанием пыльцы на стекла К. А. Сорокин применил другой способ исследования: на различных расстояниях от массива пшеницы выставались горшки с кастрированной пшеницей для опылений ее запыленной пылью. В этом случае завязывание семян на кастрированных экземплярах служило показателем дальности переноса пыльцы. Эти опыты также показали, что процент завязывающихся зерен в кастрированных растениях уменьшается с увеличением расстояния от посева, что хорошо иллюстрируется следующими цифрами².

Расстояние от посева	Количество завязавшихся зерен у кастрированных растений
10 м	42,2%
50 »	44,0 »
100 »	19,3 »
300 »	3,6 »

Следует отметить, что в результате второго способа изучения распространения пыльцы злаков воздушным путем, широко применяемого агрономами и селекционерами, мы не получаем исчерпывающих данных о количестве переносимой пыльцы, так как пыльца злаков, остающаяся в воздухе в течение 10—15 мин., как известно, утрачивает способность к прорастанию. Кроме того, завязывание семян в значительной степени зависит от восприимчивости рылец, которая может изменяться под влиянием внешних условий. Таким образом, применяя этот способ, необходимо учитывать дополнительные факторы, что значительно усложняет постановку опытов.

О том, что пыльца различных злаков попадает в воздух в большом количестве и может переноситься на сравнительно большие расстояния, говорят и другие авторы. Так, например, Р. Ю. Рожевиц (1937) считает, что это расстояние составляет примерно 1 км.

По данным Вудхауза (Wodchouse, 1935) пыльца ржи (*Secale cereale* L.) имеет ограниченное распространение вследствие большой величины зерен. Кукуруза (*Zea mays* L.) продуцирует много пыльцы, но она распро-

¹ Н. В. Кулешов (1915) установил на основании 1000 измерений, что средняя величина пылевых зерен кукурузы равна в среднем 84,1 м (от 72,6 до 95,3 м).

² По данным А. П. Горина (1950), на расстоянии в 30—50 м от посева в кастрированных растениях завязывается всего 2,1% зерен.

страняется на очень небольшие расстояния, что также объясняется ее большими размерами. Пыльца пшеницы (*Triticum sativum*, *T. aestivum* L.) вообще роняет сравнительно небольшое количество пыльцевых зерен. В целом, как отмечает Вудхауз, пыльца культурных злаков, как наиболее крупная распространяется воздушным путем на небольшое расстояние, тогда как мелкая пыльца дикорастущих злаков разносится дальше. Н. А. Буш (1944) указывает, что в некоторых случаях пыльца ржи может переноситься по ветру на 2 км.

Н. В. Герман (1939) производил наблюдения с самолета. В период цветения ржи на пластинки, смазанные глицерин-желатином, при скорости полета 120 км/час, было уловлено количество пыльцы ржи приведенные в (табл. 1).

Таблица 1

Среднее количество пыльцы, осевшей на 1 см² поверхности пластинок при ее улавливании на различных высотах

Показатель	Высота (в м)											
	50	100	200	300	400	500	750	1000	1500	2000	2200	2500

Опыт I — ветер сильный

Общее число уловленных пыльцевых зерен . . .	1173	846	615	651	547	378	159	67	2	2	2	2
Пыльца ржи, в %	94,0	4,6	6,2	3,5	2,2	0,3	0,5	0,9	Пыльца отсутствует			

Опыт II — ветер слабый

Общее число уловленных пыльцевых зерен . . .	1475	1034	948	845	696	499	391	199	59	10	Пыльца отсутствует	
Пыльца ржи, в %	4,7	7,6	5,9	6,6	2,6	2,0	0,6	0,9	2,2	6,5	То же	

Улавливание пыльцы при опыте I производилось с 12 час. 30 мин. до 2 час. 30 мин. дня, а при опыте II — с 7 час. 30 мин. до 9 час. 30 мин. утра.

Учитывая скорость движения самолета, следует сделать вывод, что встречаемость пыльцы ржи очень незначительна даже в более низких слоях воздуха.

С целью установить, какое количество пыльцы пшеницы попадает в воздух и, следовательно, может в нем передвигаться, были проведены наблюдения на полях Академии сельскохозяйственных наук имени Ленина (Горин, 1950). Улавливание пыльцы производилось на стеклянные пластинки (20 см²), выставленные на посеве пшеницы во время ее цветения (пластинки устанавливались на 5—10 м выше колосьев).

В обобщенном виде были получены результаты, приведенные в табл. 2 (на стр. 148).

Как видно из табл. 2, сейчас же после окончания массового цветения пшеницы количество ее пыльцы в воздухе значительно уменьшается.

Обилие пыльцы характерно для анемофильных растений, к которым относятся злаки. По данным Вудхауза (Wodehouse, 1935), некоторые дикорастущие злаки обладают чрезвычайно большой пыльцевой продукцией, вызывающей в период ее рассеивания заболевание сенной лихорадкой. К главным возбудителям сенной лихорадки Вудхауз относит *Poa* L., *Festuca* L. и *Anthoxanthum* L. (*A. odoratum* L.). Возможно, что поступле-

Таблица 2

Число пылевых зерен, осевших на 1 см²
поверхности стекла в течение 30 мин.

Время наблюдений	Даты наблюдений	
	8 июня (конец массового цветения)	11 июня (пшеница отцветает)
8 часов утра . . .	32	10
12 » дня . . .	37	29
4 часа дня . . .	70	15
8 часов вечера . . .	37	6

ние в воздух большого количества пыльцы полевых дикорастущих злаков в известной степени объясняется длительностью, а в некоторых случаях и неоднократностью их цветения, а расположение соцветия у злаков — в верхней части растений выше вегетативных органов — как нельзя лучше благоприятствует разбрасыванию пыльцы в воздухе.

Некоторое представление о количестве пылевой продукции злаков могут дать следующие цифры: на одном растении кукурузы насчитывается до 10 млн. пылевых зерен (Рожевиц, 1937), в одном цветке пшеницы — около 3000 пылевых зерен, в одном цветке (пырея гребенчатого) [*Agropyrum cristatum* L. (Gaertn.)] — несколько сотен тысяч пылевых зерен, а в отдельных мелких пыльниках одного из видов *Elymus* — около 500 пылевых зерен (Гер-Аванесян, 1949). Обилие пыльцы у ржи — общеизвестный факт; в период цветения ее бывает так много, что она образует над посевом дымку. Возможно, в известной мере ее обилие объясняется тем, что процесс цветения ржи происходит более интенсивно, чем у других злаков. По данным В. А. Батманова (1935), цветение ржи происходит в гораздо более сжатые сроки, чем цветение пшеницы. Так, В. А. Батманов отметил, что в 1934 г. наступление фазы массового цветения ржи произошло через 11 дней после начала зацветания (с 14 по 24.VI), а пшеницы — через 23 дня (с 8 по 30.VII).

По запасам пыльцы и ее способности к распространению воздушным путем между злаками перекрестно опыляемыми и самоопыляемыми имеются существенные различия. Перекрестно опыляемые злаки (рожь, кукуруза и большинство дикорастущих злаков) имеют больше пыльцы, чем самоопыляемые (пшеница¹, ячмень, овес и рис). Это было отмечено еще Ч. Дарвиным (1950), который приводит данные А. Д. Вильсона, подсчитавшего пыльцу в цветке ржи и пшеницы. Эти подсчеты показали, что в одном цветке ржи было найдено 60 000 пылевых зерен, тогда как один цветок яровой пшеницы дал всего лишь 6884 пылевых зерна.

В отношении рассеивания пыльцы перекрестно опыляемые злаки также имеют преимущества сравнительно с самоопыляемыми; этому способствует устройство цветка. Пыльники у перекрестно опыляемых злаков обычно прикреплены на нитях только в одной точке, на их середине; благодаря этому они легко качаются, и пыльца может сдуваться и переноситься по воздуху даже при очень слабом ветре. Приспособления к самоопылению в меньшей степени благоприятствуют рассеиванию пыльцы.

¹ В виде исключения у пшеницы иногда происходит и перекрестное опыление.

Перейдем к описанию наших опытов по изучению распространения пыльцы злаков воздушным путем. Знакомство с морфологией пыльцы культурных и дикорастущих злаков и имеющиеся между ними различия дают нам уверенность, что определения принадлежности пыльцы к тому или другому виду были сделаны при подсчетах ее количества с достаточной достоверностью. Отделение пыльцы пшеницы и ржи от пыльцы полевых злаков не представляло для нас затруднений еще и потому, что в нашем распоряжении были коллекции пыльцы этих растений как уловленной на поверхность стеклянных пластинок, так и взятой с цветущих растений.

Опыты были поставлены нами в Подмоскowie: на полях Зонального института зерновых культур (ст. Немчиновка) и семеноводческого колхоза (близ г. Загорска). Улавливание пыльцы производилось на стеклянные пластинки (108 см^2), смазанные глицерин-желатином. Пластины выставлялись в посевах и на различных от них расстояниях на высоте 2, 1,5 и 1 м, на поверхности почвы и в некоторых случаях на уровне колосьев. Пыльца улавливалась в дневное время и в исключительных случаях ночью. В посевах пластинки были поставлены горизонтально, а за пределами посевов с уклоном по направлению к посеву под углом $15-20^\circ$. По окончании опытов пластинки складывались липкой поверхностью друг к другу и заворачивались в бумагу. Затем пыльца смывалась теплой водой. После центрифугирования на дне пробирок оставался осадок уловленной пыльцы, который и подвергался анализу. Улавливалась пыльца ржи, двух сортов пшеницы (гибридный сорт № 599 и многолетний пырейно-пшеничный гибрид) и тимофеевки.

ОПЫТЫ ПО УЛАВЛИВАНИЮ ПЫЛЬЦЫ РЖИ

Улавливание пыльцы велось на опытной делянке площадью $15 \times 40 \text{ м}$ с посевом ржи и за пределами делянки на расстоянии до 500 м (по направлению ветра) и 20 м (против ветра). Осадков за время наблюдений не выпадало, но ночью были сильные росы, температура воздуха была высокой (от 15 до 26°), ветры слабые.

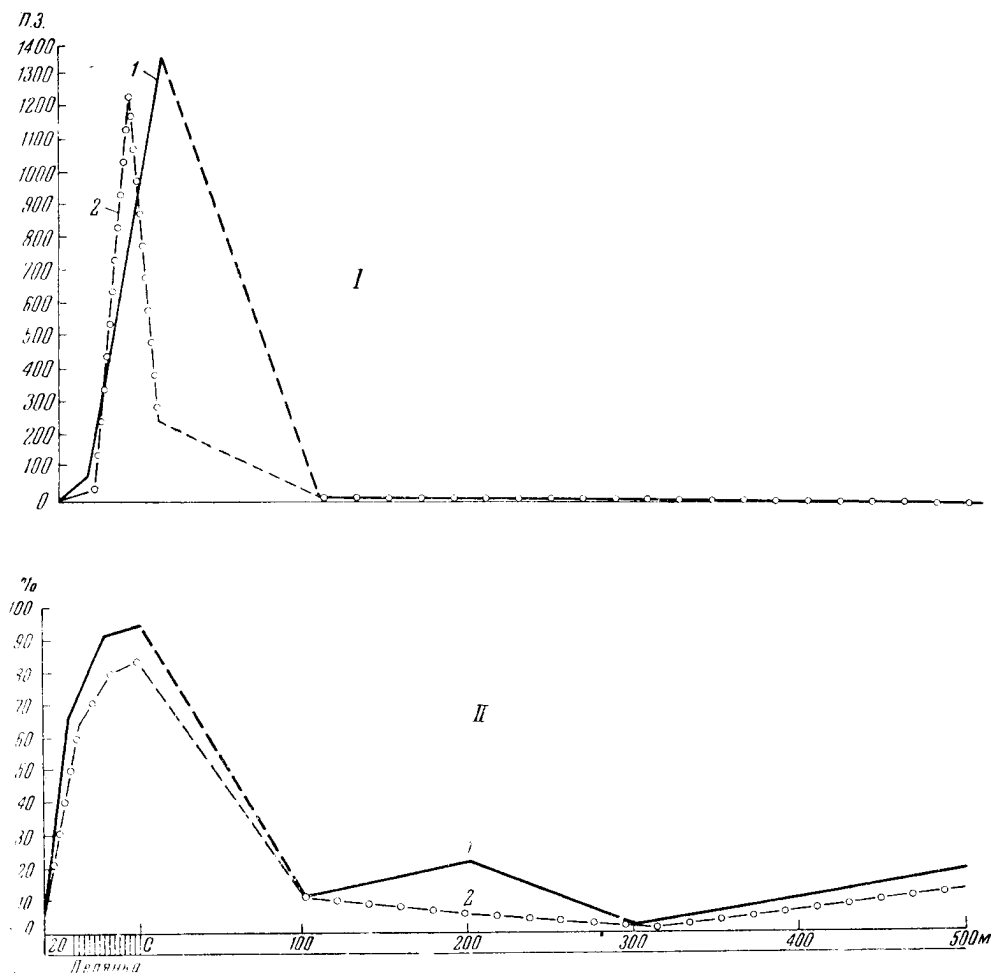
Улавливание пыльцы проводилось с 16 на 17 июня с 8 часов вечера до 4 часов утра и днем 17 июня с 4 часов утра до 4 часов вечера.

На делянке в период проведения опыта наблюдалось массовое цветение ржи. Состояние посева было отмечено как очень хорошее, цветение было обильным, в высоту рожь достигала почти 1,5 м.

Результаты анализов выпавшей из воздуха пыльцы ржи сведены на фиг. 1. График показывает, что в пределах делянки ржи в дневное время выпадает огромное количество пыльцевых зерен. Подавляющая часть этой пыльцы (до 96 % всего количества) принадлежит ржи, а остальная — преимущественно дикорастущим злакам. За пределами делянки общее количество уловленной пыльцы резко уменьшается, что происходит вследствие уменьшения роли пыльцы ржи (ее количество за пределами делянки не превышает 22 %) и увеличения значения пыльцы других растений, главным образом дикорастущих злаков.

По количеству пыльцы ржи, выпавшей на 1 см^2 поверхности пластины, разница между делянкой и ближайшими к ней пунктами еще более ясно выражена. В делянке на 1 см^2 поверхности пластины выпало до 1360 пыльцевых зерен, тогда как вблизи нее в это же время выпало не более 3 пыльцевых зерен, а на пластинках, установленных на расстоянии свыше 300 м, на 1 см^2 приходилось менее одного пыльцевого зерна.

В ночное время (с 8 часов вечера до 4 часов утра) на пластинки, расставленные в делянке, выпали только единичные пыльцевые зерна ржи. За пределами делянки пыльца ржи не была отмечена. Здесь были уловлены только единичные пыльцевые зерна дикорастущих злаков. Таким образом,



Фиг. 4. Количество пыльцы ржи, уловленной на делянке с цветущей рожью и вблизи нее.

I — концентрации; II — процентное содержание; 1 — на поверхности почвы; 2 — на высоте 1 и 1,5 м

в ночное время рассеивания пыльцы ржи почти не происходит. Такой вывод напрашивался еще до проведения опыта, так как колосья ржи и пыльники даже в ранние утренние часы были обильно смочены росой.

В полученном цифровом материале наиболее достоверным показателем следует считать концентрацию уловленной пыльцы, так как процентные соотношения, хотя они также дают определенный порядок величин, в некоторых случаях могут изменяться под влиянием растительности окружающей местности. Так, например, за пределами делянки на участках, лишенных цветущих растений (вспаханное поле), процентное содержание пыльцы ржи, занесенной с делянки, может оказаться даже при

очень небольшом количестве пыльцевых зерен довольно высоким (до 22%). При наличии же массы цветущих растений это же количество пыльцы ржи составит очень небольшой процент.

Таким образом, наши опыты показали, что основная масса пыльцевых зерен ржи оседает в пределах ее посева. Выяснилось также, что в небольшом количестве пыльца ржи может переноситься воздушными течениями на расстояние в 500 м и, по-видимому, дальше. Например, при проведении опытов вблизи г. Загорска единичные пыльцевые зерна ржи были уловлены на расстоянии 1,3 км от ее посева.

Пыльца ржи переносится не только на открытом пространстве, она может быть занесена и в густой лес. Так, при анализе поверхностной пробы почвы, взятой в березово-еловом лесу, была зарегистрирована пыльца ржи, занесенная в лес на расстояние 40 м от разнотравно-злаковой поляны, на которой несколько лет назад была посеяна рожь, и в период постановки опыта наблюдались единичные цветущие экземпляры ржи.

Возможность рассеивания пыльцы ржи на далекое расстояние в большом количестве ограничивается, как уже отмечалось, тем, что она имеет крупные размеры. Поэтому с увеличением высоты заметно сокращается ее количество над посевом и, следовательно, возможности далекого рассеивания. Сказанное подтверждается результатами наблюдений в двух пунктах, расположенных в пределах делянки с цветущей рожью. В одном пункте при установке пластины на почве на 1 см² было уловлено 1360, при ее установке на высоте 1 м — 2690 и на высоте 2 м — всего 570 пыльцевых зерен; в другом пункте соответственно — 5160, 2290 и 820 пыльцевых зерен.

Кривые концентрации и процента пыльцы ржи также достаточно хорошо выявляют эту закономерность (см. фиг. 1).

ОПЫТЫ ПО УЛАВЛИВАНИЮ ПЫЛЬЦЫ ПШЕНИЦЫ

Опыты были поставлены на небольших делянках и на крупном массиве пшеницы площадью около 25 га.

Один опыт был проведен на делянке с посевом пшеницы (сорт № 599) площадью около 1 га. Вблизи этого посева, за исключением смежной полосы с пшеницей (сорт № 186), других посевов культурных злаков не было.

Улавливание пыльцы производилось 17 июня с 6 час. утра до 4 час. дня. В период проведения опытов пшеница № 599 начинала отцветать, но одновременно появились цветущие экземпляры у сорта № 186¹. Пластины были установлены по направлению ветра. Они располагались на делянке и за ее пределами на расстоянии до 400 м (через каждые 100 м).

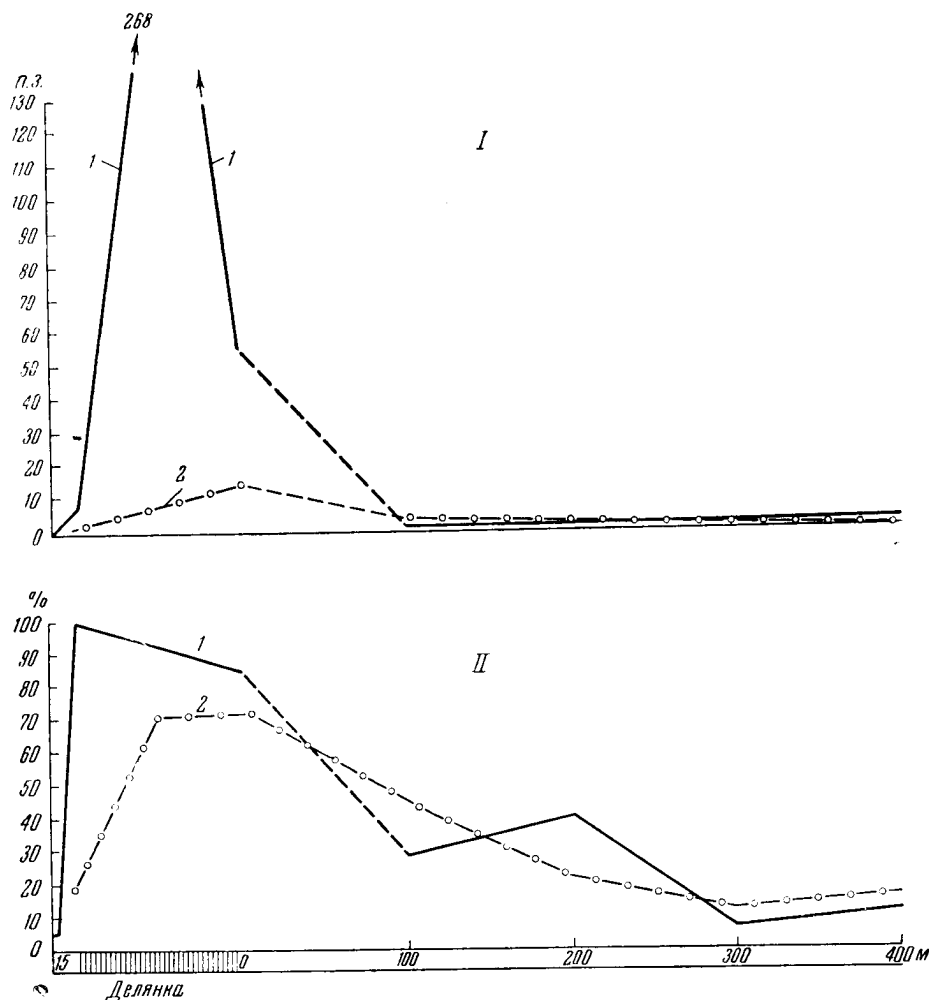
Наибольшее количество пыльцевых зерен пшеницы было уловлено на делянке. Анализы показывают, что число выпавших зерен сильно колеблется. Это вполне объяснимо, так как несколько пыльников, случайно попавших на пластины, могут привести к значительному увеличению пыльцы.

Максимальная концентрация пыльцы пшеницы, выпавшей на 1 см² пластины, составляет 268 пыльцевых зерен, а ее количество по отношению к пыльце других растений — 98% (фиг. 2). Следует отметить, что концентрация и процентное содержание пыльцы пшеницы на подветренной стороне делянки были незначительны. Создается впечатление, что из

¹ Интересно, что на всем этом участке ни на делянках, ни вблизи них не было встречено ни одного пыльцевого зерна ржи, хотя поля с цветущей рожью были расположены на расстоянии около 3 км.

открытой для ветра части посева пыльца переносится к его центральной части.

За пределами делянки концентрация пыльцы не превышает 3 пыльцевых зерен на 1 см^2 , а ее содержание составляет до 44% общего количества пыльцы, и на расстоянии до 400 м ниже 12—17% не падает. Это



Фиг. 2. Количество пыльцы пшеницы (сорт № 599), уловленной на делянке с цветущей пшеницей и вблизи нее.

I — концентрация; II — процентное содержание; 1 — на поверхности почвы; 2 — на высоте 1 и 1,5 м.

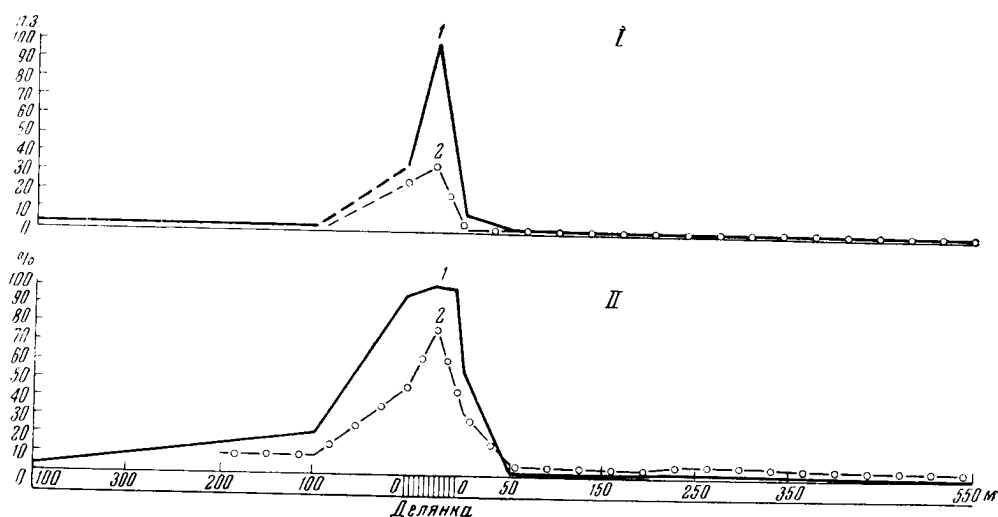
подтверждает, что какая-то часть пыльцы пшеницы может распространяться на более значительное расстояние.

Более ограниченное распространение пыльцы пшеницы по сравнению с рожью происходит потому, что пыльца пшеницы поднимается над посевом в значительно меньшем количестве, чем пыльца ржи.

Другой опыт был поставлен над многолетним пырейно-пшеничным гибридом на полях Всесоюзного зонального института зерновых культур. Две узкие полосы пшеницы, на которых проводились наблюдения, примы-

кали к делянкам с рожью. Благодаря тому, что вблизи других посевов пшеницы не было, можно считать, что эти полосы являлись удобными объектами для такого рода наблюдений. Профиль, по которому проводилось улавливание пыльцы, проходил поперек этих полос и протягивался на 550 м по неосвоенным землям через балку к вырубке соснового леса.

Опыты ставились в дневное и ночное время. В первом случае улавливание пыльцы производилось только днем в течение 3 часов. Во втором случае на одни и те же пластинки улавливалась пыльца и за дневное и за ночное время. Более продолжительные наблюдения не могли быть поставлены, так как наступила переменная погода с небольшими дождями. Результаты анализов представлены на фиг. 3.



Фиг. 3. Количество пыльцы пшеницы (пырейно-пшеничный многолетний гибрид), уловленной на делянке с цветущей пшеницей и вблизи нее.

I — концентрации; II — процентное содержание; 1 — на поверхности почвы; 2 — на высоте 1 и 1,5 м

Результаты анализа уловленной из воздуха пыльцы пырейно-пшеничного гибрида показали, что ее рассеивание подчинено в основном таким же закономерностям, как и разнос пыльцы пшеницы № 599. Здесь также наибольшее количество пыльцы было уловлено в пределах посева. Вся пыльца, опавшая на почву в посеве, принадлежала пшенице, а из пыльцы, опавшей на меже, только 1—4% принадлежали другим формам. На расстоянии до 550 м от посева количество пыльцы пшеницы колебалось от 1 до 2% общего количества уловленной пыльцы, а концентрация ее была ниже единицы, тогда как в посеве у поверхности почвы ее количество достигало 100%, а концентрация — примерно 100 пыльцевых зерен.

На делянке пшеницы так же, как и в предыдущих случаях, отмечается уменьшение числа пыльцевых зерен с высотой установки пластинок.

Для проверки полученных результатов был поставлен опыт по улавливанию пыльцы пшеницы (сорт № 599) на большом массиве площадью около 25 га. В период проведения опыта массовое цветение пшеницы уже закончилось. Однако и в этом случае, несмотря на некоторые отклонения в полученных абсолютных цифрах, наблюдалось такое же распределение пыльцевых зерен, как и при предыдущих опытах. Пыльца пшеницы, уловленная над посевом, составляет 36—86% всей уловленной пыльцы.

Абсолютное количество пыли пшеницы, рассчитанное как концентрация, оказалось на этом поле несравненно меньшим и выразилось всего лишь в единицах пылевых зерен. За пределами поля процент ее пыли был еще меньше (4—36%), и концентрация выражалась в десятых и сотых долях единицы.

Кривая процентного содержания пыли этого сорта пшеницы аналогична кривым, отображающим результаты улова на других делянках: для него также характерно резкое уменьшение на подветренной части поля, как это уже отмечалось для одной из делянок (опыт 1).

Предельное распространение пыли пшеницы в этом случае также не установлено, так как единичные зерна ее были уловлены в 0,5 км от посева.

Следует отметить, что значительная часть пыли пшеницы № 599 поднимается, как показало ее распределение в пределах делянки, выше колосьев и выше более крупной пыли многолетнего пырейно-пшеничного гибрида, хотя высота последнего превышает высоту пшеницы № 599 на 20 см. Благодаря этому пыльца последней распространяется за пределы посева в большем количестве, чем пыльца гибридной пшеницы (см. фиг. 2 и 3).

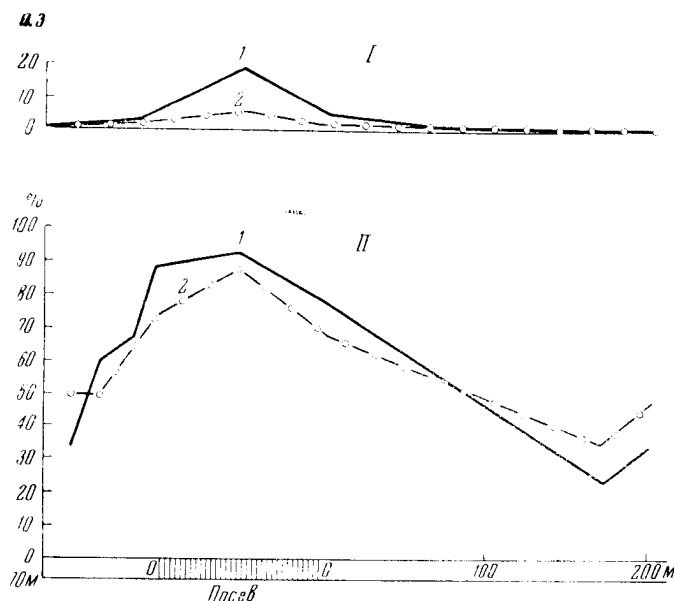
В дополнение к этим исследованиям мы провели опыты по улавливанию пыли тимopheевки на полях колхоза вблизи г. Загорска и пыли дикорастущих злаков. Заведомо было известно, что для тимopheевки будут получены преуменьшенные результаты, так как цветущих экземпляров встречалось мало (цветение ко времени постановки опытов почти закончилось). Но мы попытались, хотя бы в общих чертах, выяснить различие в количестве выпадающих пылевых зерен тимopheевки на посевах и на ближайшей к нему территории.

Результаты анализов пыли, выпавшей на стеклянные пластинки, представлены на фиг. 4. Как и ожидалось, на посевах тимopheевки пыли последней было уловлено несравненно меньше, чем на делянках ржи или пшеницы. За пределами делянки на высоте 1 и 1,5 м также происходит оседание пылевых зерен.

За пределами посева абсолютное количество пыли тимopheевки снижается до единичных пылевых зерен, но ее процентное содержание на протяжении всего профиля изменяется очень мало, что существенно отличает этот опыт от ранее описанных. Возможно, это произошло потому, что пыльца тимopheевки не имеет таких характерных признаков, как пыльца ржи и пшеницы, и вследствие этого в некоторых случаях могла быть смешана с пылью каких-либо других злаков. Это тем более вероятно, что вблизи поля с тимopheевкой находятся небольшие луговины и в ближайшем соседстве по опушке леса тянется полоса лугов. Вместе с тем изменения концентрации пыли тимopheевки, уловленной как на поверхности почвы, так и на высоте 1 м, имеют ту же последовательность, что и изменения концентрации пыли ржи и пшеницы: она повышается и достигает максимума на поле тимopheевки и имеет несравненно меньшие значения за пределами поля. При этих исследованиях было установлено, что пыльца тимopheевки встречается на расстоянии 200 м от посева, но в гораздо меньшем количестве, чем, например, у межи поля.

Насыщенность воздуха пылью полевых злаков определялась нами на поляне, расположенной среди леса (близ ст. Крюково). Поляна, на которой проводились опыты, в течение нескольких лет засеивалась рожью. В последние два года она не распаивалась и покрылась разнотравно-злаковой растительностью, среди которой изредка встречалась рожь.

Улавливание пыльцы на поляне показало, что несмотря на обилие цветущего разнотравья, подавляющая масса пыльцы принадлежит здесь злакам. По форме и небольшим размерам пыльцевых зерен, осевших на пластинке, можно считать, что это пыльца дикорастущих злаков. Здесь также была отмечена пыльца ржи. Часть ее принадлежит растущей на поляне ржи, часть, вероятно, является вторично выпавшей пылью, осевшей вблизи поляны в то время, когда здесь было ржаное поле.



Фиг. 4. Количество пыльцы тимофеевки, уловленной на посевах цветущей тимофеевки и вблизи него.

I — концентрация; II — процентное содержание; 1 — на поверхности почвы; 2 — на высоте 1 м.

Мы сделали попытку сравнить количество пыльцы, оседающей в посевах культурных злаков, с тем ее количеством, которое было получено нами для полевых злаков. Проведенное нами сопоставление показало, что пыльца полевых злаков на полянах выпадает в значительно большем количестве, чем пыльца культурных злаков на их посевах (табл. 3).

Проведенные нами наблюдения, несмотря на их кратковременность, в известной степени выявили закономерности в распространении пыльцы злаков, которые необходимо учитывать для правильной интерпретации спектров.

Основная масса пыльцевой продукции ржи, пшеницы, кукурузы и, по-видимому, других культурных злаков выпадает в пределах их посевных площадей. У ветроопыляемых растений, продуцирующих обильное количество пыльцы, в пределах посева выпадает больше пыльцы, чем у самоопыляемых. За пределами посевов пыльца ржи, пшеницы, кукурузы и тимофеевки содержится в воздухе в значительно меньшем количестве.

Предельная дальность распространения по воздуху пыльцы злаков нами не установлена. Полеты отдельных зерен пыльцы ржи были отмечены на расстоянии 1,3 км от посева и пыльцы пшеницы в 0,6 км

Таблица 3

Концентрация уловленной пыли различных злаков*

Растение	Высота улавливания	
	на почве	0,8--2 м
Дикорастущие полевые злаки	659	168
Рожь	371	149
Пшеница сорта № 599 . .	159	31
Многолетний пырейно-пшени- чный гибрид	46	6

* Средние данные по всем наблюдениям, пересчитанные на площадь в 1 см² и 8-часовую экспозицию пластинок.

По-видимому, единичные пылевые зерна этих, а также и других культурных злаков могут быть встречены и на более далеких расстояниях.

Пыльца дикорастущих злаков, относящихся почти без исключения к ветроопыляемым растениям, встречается в значительном количестве не только на месте произрастания этих злаков; она неизменно присутствует в том или другом количестве в посевах любых чистых культур. Более широкое рассеивание пыли дикорастущих злаков объясняется обилием у них пылевой продукции, продолжительностью цветения и более мелкими размерами пылевых зерен по сравнению с культурными видами.

Отсутствие пыли злаков в пылевых спектрах некоторых районов степной зоны или в местностях с обилием злаковых лугов может быть объяснено тем, что ее распространение по воздуху происходит на довольно ограниченное расстояние.

ЛИТЕРАТУРА

- Батманов В. А. На Новом пути. «Сов. краеведение», 1935, № 11.
 Буш Н. А. Курс систематики высших растений. М., 1944.
 Герман И. В. Распространение пыли сахарной свеклы в вертикальном направлении при помощи воздушных течений. «Докл. АН СССР», 1939, т. 24, № 1.
 Горин А. П. Биология цветения и естественная гибридизация у пшеницы. Докторская диссертация. М., 1950.
 Дарвин Ч. Перекрестное опыление и самоопыление. Сочинения, т. 6. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
 Кулешов Н. В. Ориентировочные опыты с пылью кукурузы. «Сельское хозяйство и лесоводство», 1915, т. 247, № 1.
 Рожевич Р. Ю. Злаки. М.—Л., 1937.
 Сорокин К. А. Распространение пыли пшеницы при помощи ветра. «Докл. ВАСХНИЛ», 1939, вып. 16.
 Тер-Аванесян Д. В. Роль количества пылевых зерен цветка в оплодотворении растений. «Тр. по прикладной ботан., генет. и селекции», т. 28, вып. 2. М., 1949.
 Тюрменов С. Н. и Коренева М. М. Степень сохранности пыли в различных отложениях голоцена. «Спорово-пылевая конференция 1953 г.», Тезисы докладов. Л., 1953.
 Федорова Р. В. Рассеивание воздушным путем пыли некоторых травянистых растений. «Изв. АН СССР, Серия геогр.», 1956а, № 1.
 Федорова Р. В. Распространение воздушным путем пыли злаков. «Докл. АН СССР», 1956 б, т. 107, № 6.
 Wodehouse R. P. Pollen grains. New York—London, 1935.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1959

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск 77

М. Х. МОНОСЗОН

РАСSEИВАНИЕ ВОЗДУШНЫМ ПУТЕМ ПЫЛЬЦЫ МАРЕВЫХ

За последние двадцать лет как в отечественной, так и в иностранной литературе появились исследования, посвященные вопросу о разносе воздушным путем пыльцы различных растений. К числу таких исследований принадлежат работы Ремпе (Rempe, 1937), И. В. Германа (1939), Грибаускаса (Grybauskas, 1941), Эрдмана (Erdtman, 1943), Хайда (Hyde, 1950) и Р. В. Федоровой (1950 и 1956).

Все эти работы частично касаются наблюдений и над пылью представителей семейства маревых. Так, в работе Грибаускаса, посвященной вопросу сезонного рассеивания пыльцы и выпадения ее из воздуха, указывается, что пыльца *Chenopodium album* L. улавливалась на стеклянные пластинки, начиная с первой половины июня до третьей декады сентября. Максимальное ее количество приурочено к третьей декаде июля, т. е. к периоду максимального цветения. Хайд, проводя наблюдения в ряде пунктов Англии в течение целого года, отметил, что на стеклянные пластинки, наряду с пылью других растений, была уловлена также и пыльца маревых. Источником этой пыльцы являлись экземпляры *Chenopodium album* L. и *Atriplex patula* L., произраставшие как сорняки на близлежащей пахоте. Всего за период цветения на установленные в различных пунктах пластинки площадью по 5 см² было уловлено от 38 до 464 пыльцевых зерен этих видов. Как в работе Хайда, так и в работе Грибаускаса излагаются лишь общие сведения о рассеивании пыльцы маревых и возможности ее улова из воздуха в период их цветения. Вопросы о дальности переноса и закономерности последнего они не освещают.

Некоторые сведения о дальности переноса пыльцы маревых приводятся Р. В. Федоровой (1950). Наблюдения, проведенные ею в районе Поволжья, показали, что пыльца этого семейства улавливается в значительном количестве в степи, а севернее — в зоне широколиственных лесов, где произрастание маревых ограничено, количество их пыльцы, уловленное на пластинках, резко падает. Это подтверждает, что пыльца маревых разносится воздушными течениями на сравнительно небольшие расстояния и в большом количестве встречается лишь там, где представители этого семейства являются фоновыми растениями.

О том, насколько далеко может быть перенесена пыльца маревых, можно судить по данным улова пыльцы при помощи вакуум насоса, установленного на палубе парохода, следовавшего из Дании в Нью-Йорк (Erdtman, 1943). На расстоянии нескольких сот километров от берега было уловлено всего пять пыльцевых зерен маревых. Следовательно, на такое расстояние могут быть перенесены лишь единичные и случайные пыльцевые зерна этого семейства.

Для познания закономерностей переноса пылицы немаловажное значение имеет изучение возможности перемещения пылицы воздушными токами не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении.

Данные о скорости падения пылевых зерен различных растений поднятых восходящими потоками воздуха приводятся в работах Кноля (Knoll, 1932) и Дзяковской (Dyakowska, 1937). Учитывая эти данные, можно полагать, что для пылицы такого морфологического типа, как у маревых, скорость падения пылевых зерен может колебаться в пределах от 3 до 7 см/сек.

Скорость падения пылевых зерен вообще очень не велика. Поэтому воздушные токи могут даже при незначительном вертикальном движении воздушных масс подхватывать их и переносить. Как показывают наблюдения Ремпе (Rempe, 1937), для переноса пылицы воздушными токами имеет большое значение турбулентное движение воздушных масс в процессе их перемешивания. В дневное время, когда преобладают восходящие воздушные течения, пыльца поднимается в большом количестве, ночью же происходит преимущественно ее выпадение. Ремпе сделал ряд выводов о зависимости количества выпавшей из воздуха пылицы от интенсивности цветения и метеорологических условий. Наблюдения за распространением пылицы в вертикальном направлении производились им с самолета на высоте 2000—3000 м. Было отмечено, что максимальное количество пылицы встречается на высоте от 100 до 500 м.

Перемещение пылицы маревых (*Beta vulgaris* L.) в вертикальном направлении специально исследовалось также И. В. Германом (1939). Максимальное количество пылицы было отмечено им на высоте 750 м, выше оно резко снижалось, но единичные зерна были встречены даже на высоте 2200 м. Подъем пылицы на такую высоту создает условия для более широкого ее распространения и в горизонтальном направлении.

В связи с проводившимся Институтом географии АН СССР изучением четвертичных отложений Европейской территории СССР, возникла необходимость уточнения количественной закономерности переноса пылицы маревых воздушным путем. Для решения этого вопроса мы провели в июне 1952 г. наблюдения в Сталинградской области за прутняком [*Kochia prostrata* (L.) Schrad.] Прутняк был выбран нами как объект наблюдения потому, что он, являясь ветроопыляемым растением, продуцирует большое количество пылицы и занимает значительные площади среди комплексной растительности в пределах пустынной степи.

Наблюдения проводились на двух участках близ ст. Палласовки, на которых экземпляры прутняка полностью отсутствовали. Там было заложено два профиля — первый протяженностью 1075 м, второй — 200 м. В качестве исходной точки были приняты два солончаковых пятна с массовым произрастанием прутняка, одно площадью $31,5 \times 17$ м и другое площадью 40×60 м. На первом участке (профиль № 1) цветение прутняка было среднее, а на втором (профиль № 2) — обильное.

Методика работы была следующая. Стеклянные пластинки, смазанные глицерин-желатином, устанавливались попарно на высоте 30—40 см под углом 45° против ветра и на определенном расстоянии друг от друга¹. Общая продолжительность экспонирования в течение дня достигала на первом профиле 7 час. 15 мин., а на втором — 9 час. 30 мин.

¹ Для контроля ставились и горизонтально расположенные пластинки, на которые осело в семь раз меньше пылицы, чем на пластинки, установленные под углом 45° ; таким образом учитывалась пыльца, переносимая в основном в горизонтальном направлении.

Скорость и направление ветра определялись за время наблюдения по три раза на каждом профиле. На профиле № 1 скорость увеличилась с 2,5 до 3,8 м/сек (средняя 2,3 м/сек), а на профиле № 2 — с 2,7 до 11,2 м/сек (средняя 5,3 м/сек).

После экспонирования пластинки складывались вместе смазанной поверхностью друг к другу и заворачивались в кальку.

На липкую поверхность стекла в большом количестве прилипают, помимо пыльцы, минеральные частицы (фиг. 1). Для обработки материала глицерин-желатин смывался со стекла горячей водой и слегка подкрашивался фуксином. Осажденный при помощи центрифугирования осадок просматривался под микроскопом.

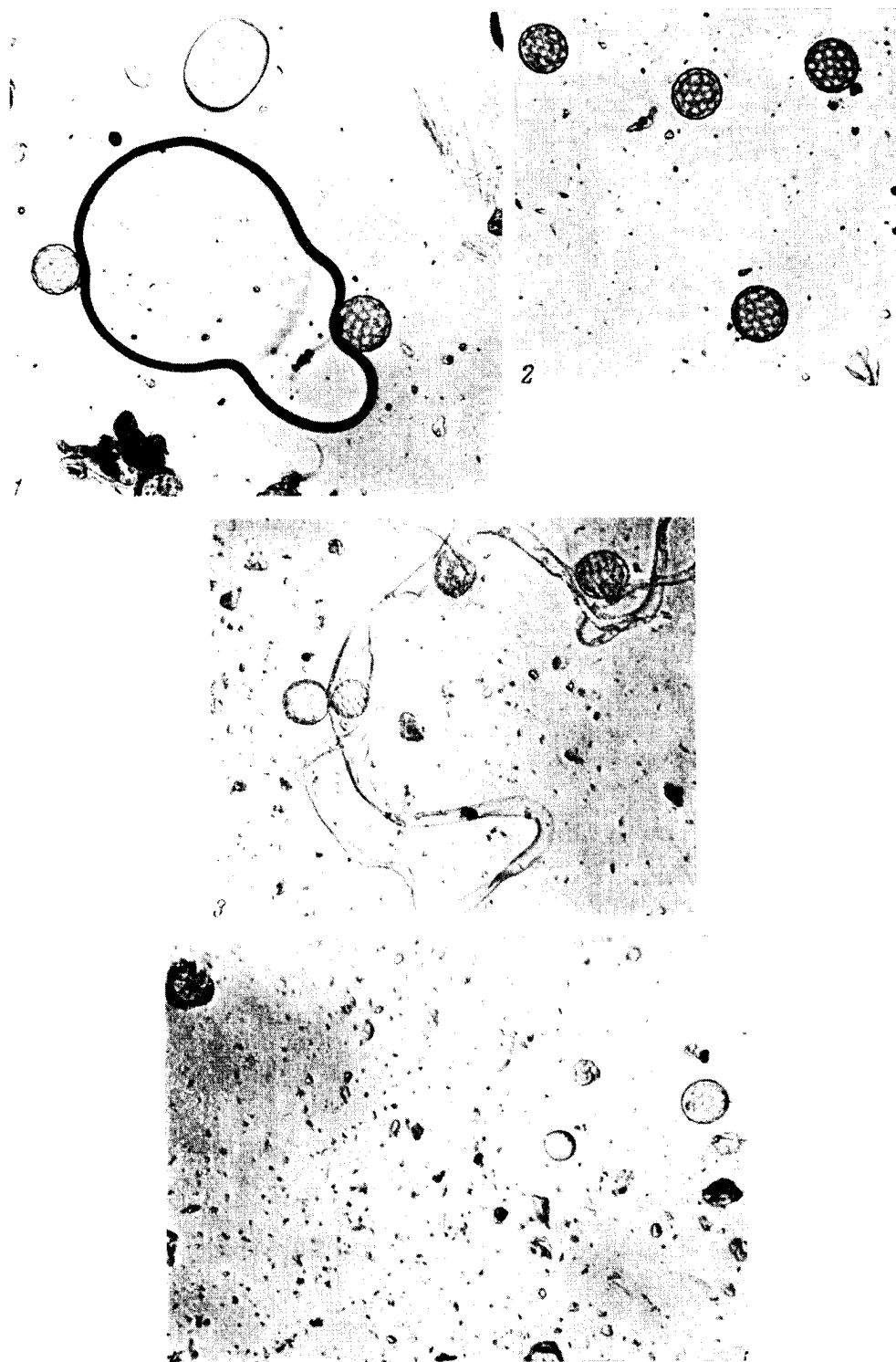
П р о ф и л ь № 1. Местность, где проводились наблюдения, представляет собой равнину с ясно выраженным лугово-степным комплексом. Общей состав растительности и его изменения по профилю представлены в табл. 1. Сопоставляя состав наземной растительности с пылью, уловленной из воздуха на стеклянные пластинки, можно отметить, что пылевой спектр почти полностью отражает состав окружающей растительности. В небольшом количестве почти на всех стеклах была встречена пыльца древесных пород — березы и сосны, которая была явно принесена ветром издалека.

Количество пылевых зерен, уловленных из воздуха в различных точках за 7 час. 15 мин., колеблется от 90 до 432. Анализ пыльцы показал, что пыльца прутняка, принесенная ветром, присутствует в каждой точке профиля совместно с пылью других растений и в большом количестве. Это объясняется, по-видимому, тем, что прутняк продуцирует более значительное число пылевых зерен по сравнению с другими растениями, и они легко переносятся ветром.

Как показали наши подсчеты, один экземпляр прутняка может дать от 27,7 до 73,8 млн. пылевых зерен, в то время как один экземпляр поповника (*Pyretrum achilleifolium* M. B.) дает до 6 млн., а один экземпляр шалфея (*Salvia pratensis* L.) всего лишь до 1 млн. пылевых зерен. Концентрация пыльцы прутняка в воздухе резко падает по мере удаления от исходной точки. Если в исходной точке (№ 1) она составляла около 11 пылевых зерен на 1 см², то уже на расстоянии 34,7 м она снижалась примерно до 3 пылевых зерен, а в точке № 6 — на расстоянии 800 м — была меньше одного пылевого зерна. Изменение количества пыльцы прутняка, отмеченное на разных расстояниях от исходной точки, было следующим. Если принять количество пылевых зерен в исходной точке за 100%, то уже на расстоянии 78,5 м (в точке № 3) количество их падает до 18,3%, а на расстоянии 800 м (в точке № 6) составляет всего лишь 5,3% (фиг. 2).

П р о ф и л ь № 2. Этот профиль расположен на несколько километров южнее и представляет собой участок, занятый луговой растительностью с преобладанием злаков. Прутняк отмечался только на пограничных с профилем солончаковых пятнах.

По этому профилю было уловлено значительно большее количество пылевых зерен прутняка. Концентрация его пыльцы в воздухе достигала в исходной точке 15888, а в более удаленной точке (в 45 м от исходной точки) — 1726 пылевых зерен. Такое различие в количестве пыльцы по сравнению с первым профилем было связано, по-видимому, с более массовым цветением всех экземпляров прутняка. Существенным моментом является и то, что скорость ветра во время наблюдения по профилю № 2 была, как уже указывалось, значительно больше, чем при наблюдениях по профилю № 1.



Фиг. 1. Стекла, смазанные глицерин-желатином с прилипшей к ним пылью и минеральными частицами, взятыми из разных точек профиля.

Результаты улова пыльцы по профилю № 1

Таблица 1

№№ точек	Расстояние от точки № 1, в м	Основные компоненты растительности	Состав уловленной пыльцы	Количество пыльцевых зерен			Площадь пластинок (см ²)	Концентрация на (1 см ²)
				абс. число	%	Kochia, % от числа зерен в точке № 1		
1	0	Chenopodiaceae <i>Kochia prostrata</i> <i>Salsola</i> sp. не цветущая Compositae <i>Artemisia pauciflora</i>	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>) Gramineae Labiatae Compositae <i>Artemisia</i>	404 13 9 5 1	93,5 3,0 2,1 1,2 0,2	100,0	37,5	10,7
2	34,7	То же	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>) Gramineae Labiatae Compositae <i>Artemisia</i> Polygonaceae <i>Betula</i>	104 14 28 27 2 4 5	57,0 7,1 15,2 14,7 1,1 2,2 2,7	25,8	37,5	2,8
3	78,5	Compositae <i>Artemisia Pyretrum</i> Labiatae Scrophulariaceae <i>Veronica</i>	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>) Gramineae Labiatae Compositae <i>Artemisia</i> Caryophyllaceae Rosaceae Umbeliferae <i>Betula</i>	74 33 7 19 4 22 7 2 15	40,0 18,2 3,8 10,0 2,2 11,9 3,8 2,0 8,1	18,3	37,5	2,0
4	122,4	Chenopodiaceae <i>Atriplex</i> sp. (единично) Compositae <i>Artemisia</i> (не цветущая) <i>Pyretrum</i> Gramineae	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>) Gramineae Labiatae Compositae <i>Artemisia</i> Polygonaceae Caryophyllaceae <i>Betula</i>	79 19 8 43 3 3 13 15	43,6 10,6 4,0 23,7 1,6 1,6 7,2 8,3	19,5	37,5	2,1
5	317,0	Залежь с сорной растительностью	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>) Labiatae Gramineae Compositae <i>Artemisia</i> Caryophyllaceae Geraniaceae Umbeliferae Polygonaceae <i>Betula</i>	213 17 64 7 3 13 10 6 1 11	61,5 4,7 19 2,2 0,9 3,8 2,9 1,7 0,3 3,2	19	106,2	2,0

Таблица 1 (продолжение)

№№ точек	Расстояние от точки № 1, в м	Основные компоненты растительности	Состав уловленной пыли	Количество пылевых зерен			Площадь пластинок (см²)	Концентрация на 1 см²
				абс. число	%	Kochia, % от числа зерен в точке № 1		
6	788,8	Gramineae	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>)	60	60,0	5,3	106,2	0,6
		Labiatae						
		Rosaceae	Gramineae	3	3,0			
		Convolvulaceae	Labiatae	5	5,0			
		Polygonaceae	Compositae	16	16,0			
		Leguminosae	Caryophyllaceae	5	5,0			
		Compositae <i>Artemisia</i>	<i>Pinus</i>	1	1,0			
7	1075,3	Gramineae	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>)	107	68,2	9,4	106,2	1,1
		Compositae						
		Labiatae	Gramineae	29	19			
		Chenopodiaceae	Compositae	6	3,8			
		<i>Salsola</i> (нецветущая)	Labiatae	1	0,6			
		<i>Atriplex</i> sp. (единично)	Caryophyllaceae	3	1,9			
			Umbeliferae	2	1,2			
			<i>Betula</i>	10	6,4			

Таблица 2

Результаты улова пыли по профилю № 2

№№ точек	Расстояние от точки № 1, в м	Основные компоненты растительности	Состав уловленной пыли	Количество пылевых зерен			Площадь пластинок (см²)	Концентрация на 1 см²
				абс. число	%	маревые, % от числа зерен в точке № 1		
1	0	Chenopodiaceae	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>)	15 888	97,5	100	37,5	419,0
		<i>Kochia prostrata</i>						
		<i>Ceratocarpus</i> sp.	Gramineae	139	0,9			
		Compositae	Compositae	110	0,7			
		<i>Artemisia pauciflora</i>	<i>Artemisia</i>	5	0,03			
			Labiatae	25	0,2			
			Rubiaceae	43	0,3			
			Polygonaceae	12	0,1			
			Cruciferae	3	0,2			
			<i>Betula</i>	3	0,2			
2	11	Compositae	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>)	8045	95,6	50,6	37,5	214,0
		<i>Artemisia austriaca</i>						
		<i>Pyretrum</i> sp.	Gramineae	126	1,5			
		Gramineae	Compositae	181	2,2			
			Rubiaceae	41	0,5			
			Labiatae	12	0,2			
			Caryophyllaceae	4	0,05			
			Plumboginaceae	1	0,02			

Таблица 2 (продолжение)

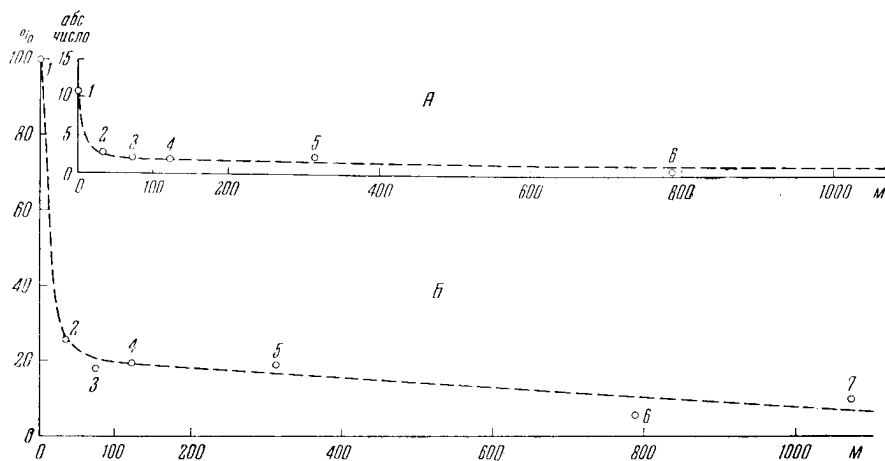
№№ точек	Расстояние от точки № 1, в м	Основные компоненты растительности	Состав уловленной пылицы	Количество пыльцевых зерен			Площадь пластинки, (см²)	Концентрация на 1 см²
				абс. число	%	маревае, % от числа зерен в точке № 1		
3	45	Cramineae Caryophyllaceae <i>Gypsophylla</i> Convolvulaceae <i>Convolvulus</i> (единично)	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>)	1726	87,0	10,9	37,5	45,0
			Gramineae	143	7,2			
			Compositae	63	3,2			
			<i>Artemisia</i>	1	0,05			
			Caryophyllaceae	14	0,7			
			Rubiaceae	29	1,5			
			Labiatae	5	0,3			
			Cruciferae	1	0,05			
4	79	То же	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>)	983	88,5	6,2	37,5	25,0
			Gramineae	81	7,3			
			Compositae	22	2,0			
			Caryophyllaceae	7	0,6			
			Rubiaceae	3	0,3			
			Campanulaceae	1	0,1			
			Umbeliferae	2	0,2			
5	99,4	То же и Boraginaceae <i>Onosma</i> (единично)	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>)	2090	70,0	4,7	106,2	19,7
			Gramineae	604	20,3			
			Compositae	139	4,7			
			<i>Artemisia</i>	11	0,03			
			Labiatae	19	0,6			
			Rubiaceae	29	0,1			
			Caryophyllaceae	64	2,1			
			Umbeliferae	23	0,8			
			Polygonaceae	8	0,3			
			Ranunculaceae	5	0,1			
6	172,4	Gramineae Caryophyllaceae <i>Gypsophylla</i> (единично) Convolvulaceae <i>Convolvulus</i> (единично)	Chenopodiaceae (<i>Kochia prostrata</i>)	2855	75,0	6,4	106,2	26,8
			Gramineae	550	14,5			
			Compositae	129	3,4			
			Labiatae	161	4,2			
			Rubiaceae	54	2,4			
			Polygonaceae	3	0,1			
			Caryophyllaceae	9	0,3			
			Umbeliferae	3	0,1			

Общий состав растительности и его изменения по профилю № 2 представлены в табл. 2.

Как показали подсчеты, состав уловленной пылицы отличается большим разнообразием по сравнению с приведенным списком растений по

профилю, что связано со значительной скоростью ветра и влиянием окружающей растительности.

Закономерности разноса ветром пыли прутняка для профилей № 1 и № 2 весьма сходны. Как показывают графики (фиг. 2 и 3), ход кривой процентного содержания пыли по отношению к исходной точке весьма идентичен для обеих профилей. При улавливании пыли по профилю



Фиг. 2. Количественные закономерности выпадения из воздуха пыли прутняка.

Профиль № 1. А — концентрации пылевых зерен на 1 см^2 поверхности стекла.
Б — содержание пыли в различных точках профиля; 1, 2, 3... — номера точек.

№ 2 основная масса пыли выпала в непосредственной близости от растения. На расстоянии 45 м (точка № 3) ее количество уже упало до 10,9%, а на расстоянии 100 м (точка № 5) — до 4,7% по отношению к исходной точке (см. фиг. 3). Концентрация пыли на 1 см^2 поверхности пластинки дает сходную картину. Если в исходной точке концентрация составляла 449 зерен на 1 см^2 , то уже на расстоянии 100 м она упала до 20 пылевых зерен на ту же площадь. Таким образом, в пределах первых 100 м происходит выпадение основной массы пыли, что и отражается в резком падении кривых на графике. За пределами 100 м количество уловленной пыли сравнительно невелико и по мере удаления от исходной точки оно равномерно и постепенно уменьшается.

Наблюдения позволяют сделать вывод, что в основном пыльца прутняка выпадает в пределах не более 1 км от места массового произрастания.

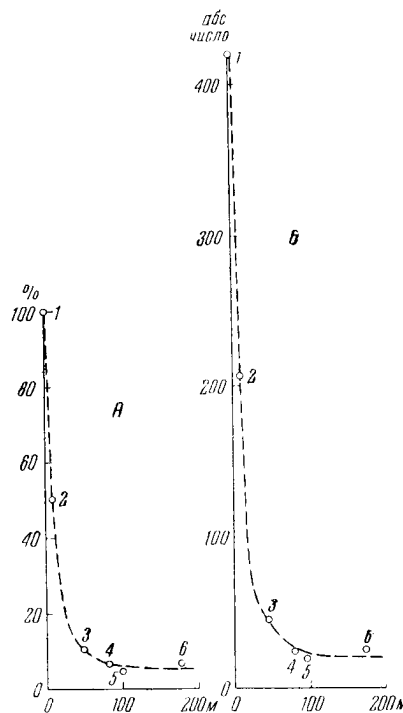
В связи с комплексностью в растительном покрове в районе исследования нам не удалось подобрать участок большей протяженности, в пределах которого отсутствовали бы представители семейства маревых. Но и в пределах 1 км закономерность распределения пыли воздушным путем четко выявляется. Это, однако, не означает, что перенос пыли маревых воздушным путем ограничивается расстоянием в 1 км. Как мы уже отмечали, из литературных данных следует, что пыльца маревых может переноситься на значительное расстояние, но в небольшом количестве (единичные зерна).

Эти закономерности относятся к ветроопыляемым маревым (из подсемейства *Cyclolobeae* С. А. М.). Что касается представителей подсемейства

Spirolobeae С. А. М., то специальных наблюдений за их пылью не проводилось. Было лишь отмечено, что пыльца экземпляров *Anabasis* L., произрастающих недалеко от исходной точки профиля № 2, осела только на тех стеклянных пластинках, которые были установлены в непосредственной близости от растения. Это подтверждает, что пыльца *Anabasis* L. может переноситься воздушным путем лишь на небольшое расстояние.

Если учесть, что представители подсемейства *Spirolobeae* С. А. М. являются главным образом энтомофильными растениями, то можно предположить, что продуктивность их пыльцы и закономерности ее разноса будут отличаться от таковых представителей подсемейства *Cyclolobeae* С. А. М.

В заключение интересно отметить общую закономерность, которая прослеживается как для маревых, так и для некоторых других травянистых растений. Как показали исследования последних лет, пыльца некоторых травянистых растений — валерианы, кипрея, злаков (Федорова, 1950, 1956), а также споры папоротников (Заклинская, 1950) выпадают в основном в непосредственной близости от места произрастания растения, и лишь незначительная часть их переносится воздушными течениями на большое расстояние.



Фиг. 3. Количественные закономерности выпадения из воздуха пыльцы прутняка.

Профиль № 2. А — содержание пыли в различных точках профиля; Б — концентрация пылевых зерен на 1 см² поверхности стекла; 1, 2, 3... — номера точек.

ЛИТЕРАТУРА

- Герман И. В. Распространение пыльцы сахарной свеклы в вертикальном направлении при помощи воздушных течений. «Докл. АН СССР», 1939, т. 24, № 1.
- Заклинская Е. Д. Опыт определения радиуса разноса спор папоротников (*Dryopteris filix masculinum*). «Тр. конфер. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г.». М., 1950.
- Федорова Р. В. Пыльца растений в воздухе. «Пробл. физ. географии», т. 15. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.
- Федорова Р. В. Рассеивание воздушным путем пыльцы некоторых травянистых растений. «Изв. АН СССР. Серия геогр.», 1956, № 1.
- Dyakovska G. Researches on the rapidity of the falling down of pollen of some trees. «Bull. Intern. de l'Acad. Polonaise des sci. et des lettres». Ser. B (1). 1937, No 8—10.
- Erdtman G. An introduction to pollen Analysis. Waltham. Mass., 1943.
- Grybauskas K. Das Phaenologische Spektrum der Pollenniederechläge. «Mémoires de la Faculté des Sciences à l'Université de Vilnius», 1941, t. 1 (14).
- Hyde H. A. Studies in atmospheric pollen. IV Pollen deposition in Great Britain 1943, p. 1, «New Phytologist» 1950, vol. 49, No 3.
- Kohl F. Über die Fernverbreitung des Blütenstaubes durch den Wind. «Forsch. u. Fortschr.», 1932, No 23—24.
- Rempe H. Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaub durch die Luftströme. «Planta», 1937, H. 1.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск 77

Р. В. ФЕДОРОВА

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ПЫЛЬЦЫ
КУЛЬТУРНЫХ ЗЛАКОВ

При изучении происхождения культурных растений и их бывшего распространения пользуются различными методами: ботаническим, географическим, археологическим и т. д. Метод же пыльцевого анализа при такого рода исследованиях до настоящего времени почти не применялся несмотря на то, что пыльца культурных растений может быть найдена в геологических отложениях всей территории их произрастания.

Обычно при пыльцевых анализах фиксируется только количество найденных пыльцевых зерен без попыток более точного их определения. Между тем возможности таких определений достаточно выявились, так как некопаемые дикорастущие злаки известны в отложениях третичного периода, а в голоцене уже появились культурные злаки.

Изучение некопаемой пыльцы злаков с целью выяснить участие в пыльцевых спектрах культурных растений является очень перспективным для восстановления времени возникновения земледелия в тех местностях, где интенсивно проявлялась деятельность человека. Это в первую очередь относится к Европе, где земледелие, с самого начала своего возникновения, базировалось, главным образом, на возделывании злаков.

Изучение этих вопросов представляет большой интерес также для практики сельского хозяйства и для выяснения роли человеческого общества в изменении природных ландшафтов.

Метод пыльцевого анализа может быть применен не только для восстановления времени возникновения земледелия, но и для генетических построений. В филогении некоторых культурных растений, в частности пшеницы, до настоящего времени так много неясного, что изучение пыльцы с этой целью крайне желательно.

Изучение морфологии пыльцы для выяснения филогении растений проводилось как за рубежом, так и в СССР. Этим методом получены некоторые выводы о первичных типах пыльцы и эволюции растений класса однодольных (Куприянова, 1948). Перед нами стояла более узкая задача — рассмотреть морфологию пыльцы наиболее распространенных злаков в связи с изучением закономерностей распространения их пыльцы воздушным путем. При выполнении этой работы у нас накопился ряд данных по морфологии пыльцы культурных и дикорастущих злаков, которые показали, что дальнейшие исследования в этом направлении могут способствовать разрешению некоторых затронутых выше вопросов. Приве-

денные в настоящей статье материалы являются попыткой приблизить имеющиеся в литературе сведения, а также результаты наших исследований к практике пыльцевого анализа.

ОБЩИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ПЫЛЬЦЫ ЗЛАКОВ

Семейство злаковых включает более 500 родов и около 4500 видов и является обширной и широко распространенной группой. Видовые определения пыльцы этого семейства затрудняются тем, что ее строение очень однообразно.

Размеры пыльцевых зерен злаков варьируют довольно сильно — от 16 до 122 μ ¹. Они имеют шаровидную, яйцевидную, неправильную яйцевидно-овальную или эллиптическую форму и характеризуются наличием только одной зародышевой поры, окруженной околопоровым валиком и прикрытой тонкой мембраной (интиной) с утолщением в виде колпачка. Околопоровый валик образуется как за счет утолщения экзины, так и за счет ее выпячивания. В том случае, если интина толще экзины, околопоровый валик является внутренним. При утолщении и выпячивании экзины он имеет вид наружного образования (например у пшеницы).

Зародышевая пора представляет собой маленькое круглое или слегка овальное отверстие. В поперечном сечении она обычно имеет вид цилиндрической трубки. По Вудхаузу (Wodehouse, 1935) диаметр поры может достигать 9 μ , что совпадает с нашими данными; по данным Фирбаса (Firbas, 1937), наибольший диаметр поры равен 7 μ .

Между величиной пыльцевых зерен и диаметром поры, как правило, существует зависимость: чем больше пыльцевое зерно, тем больше и пора. Но иногда встречаются и отклонения от этого правила. Так, например, крупные пыльцевые зерна кукурузы имеют непропорционально малую пору. Край поры бывает различным по своей четкости. Иногда он бывает ровный, иногда слегка волнистый, например у пшеницы. Поры никогда не бывают шаровидными или эллиптическими, а всегда имеют округлую или овальную форму. Колпачок наиболее хорошо заметен в том случае, если пыльцевые зерна влажные. В сухих пыльцевых зернах он втягивается в поровое отверстие и становится незаметным. При ацетолизной обработке пыльцы колпачок и интина, затягивающая пору, не сохраняются.

Пыльца злаков имеет двухслойную оболочку. В некоторых случаях двухслойность оболочки заметна при увеличении в 600 раз. В ископаемой пыльце, в зависимости от фоссилизации, возможность различать двухслойность оболочки теряется.

Скульптура или какие-либо другие образования на оболочке отсутствуют. Вудхауз (Wodehouse, 1935) объясняет отсутствие скульптуры на пыльце злаков ее редукцией в связи с приспособлением к опылению ветром. На рецессивной пыльце при больших увеличениях можно заметить структурные элементы (текстуру) на внутреннем слое оболочки. Текстура экзины оболочки злаков представляется при иммерсии как зернистость и в некоторых случаях как сетчатость или штриховатость. Пыльцевые зерна злаков в ископаемом состоянии прозрачны и почти бесцветны.

Пыльца культурных злаков отличается от пыльцы дикорастущих видов своими размерами — у культурных злаков она значительно

¹ В сб. «Пыльцевой анализ» (1950) максимальные размеры пыльцы злаков указываются до 300,0 μ . К сожалению, в этой работе отсутствуют сведения о том, каким злакам принадлежит пыльца таких крупных размеров. При наших исследованиях такие величины не были отмечены, в известной нам литературе подобные данные также не приводятся.

крупнее. Кроме величины, как диагностические признаки могут быть использованы ее форма, расположение и размеры поры, толщина оболочки и т. д. (фиг. 1).

Наши данные о возможности различать пыльцу культурных и дикорастущих злаков подтверждаются сведениями о морфологии пыльцы некоторых культурных злаков, приведенными Эрдтманом (Erdtman, 1944), и исследованиями Фирбаса (Firbas, 1937) рецентной и ископаемой пыльцы злаков.

В связи с тем, что эти исследования представляют значительный интерес, остановимся на них несколько подробнее. Фирбас изучил пыльцу 215 видов современных злаков, взятую из гербария, из которых 185 видов принадлежало дикорастущим злакам, имеющим характерную для них пыльцу. К этой же группе относятся *Panicum miliaceum*, *Setaria italica* и *Avena brevis*¹. Остальные 30 видов принадлежали к посевным злакам. Обработка пыльцы производилась главным образом щелочным способом и только в некоторых случаях ацетолизным. Для каждого вида Фирбас произвел по 100 измерений пыльцы по наибольшему диаметру и распределил величины пыльцевых зерен по определенной шкале, каждое деление которой соответствует 4,75 м. Величина в 38 м принята им как грань между дикорастущими и культурными злаками. Пыльцевые зерна культурных злаков отличаются крупными размерами, дикорастущих — мелкими. Различия между пыльцевыми зернами культурных и дикорастущих злаков он нашел также в форме пыльцевых зерен и в других морфологических особенностях (фиг. 2).

Фирбас подразделяет злаки на три группы.

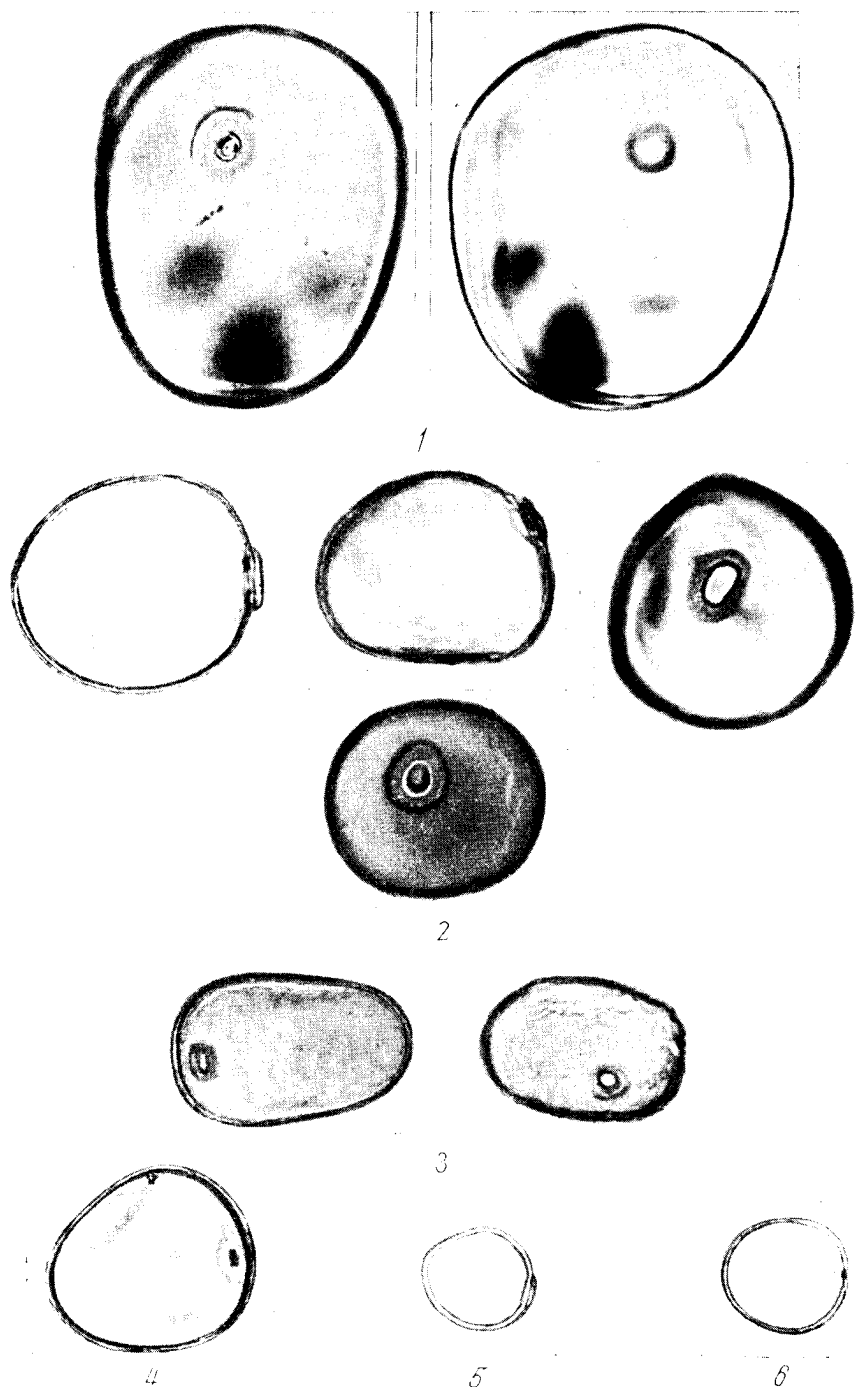
I г р у п п а. Виды, которые по пыльце полностью соответствуют типу посевных злаков: *Avena sativa*, *A. nuda*, *A. orientalis*, *Secale cereale*, *Agropyrum intermedium* (частично), *Triticum dicoccum* (частично), *T. turgidum*, *T. durum*, *T. polonicum*, *T. spelta*, *T. compactum*, *T. vulgare*, *Hordeum mirinum* и *Elymus arenarius*. Средняя величина пыльцевых зерен этих видов превышает 40 м.

II г р у п п а. Виды с пыльцей меньшего размера, характерной для зерновых культур. Средняя величина пыльцевых зерен этой группы равна 35—40 м. К этой группе относятся *Avena strigosa*, *A. jativa*, *Agropyrum intermedium* (частично), *A. repens*, *Triticum monococcum*, *T. dicoccum*, *Hordeum distichon*, *H. polystichon* s. sp. *vulgare*, *H. s. sp. hexastichon* и *H. secalinum*.

III г р у п п а. Виды, которые по строению пыльцы относятся к зерновым, а по ее величине к дикорастущим злакам. Средняя величина пыльцевых зерен этой группы равна 32—35 м. Это следующие виды: *Glyceria fluitans*, *G. plicata*, *Bromus ramosus* s. sp. *euramosus* (?), *B. erectus*, *B. inermis*, *Agropyrum caninum*, *A. repens*, *A. Junceum*, *Triticum monococcum*, *Hordeum secalinum*, *H. maritimum*.

Таким образом, в первую и вторую группы входят в основном зерновые злаки. Из других видов к этой группе относятся сорняки, которые сопровождают зерновые злаки, и два вида дикорастущих злаков (*Elymus arenarius* и *Hordeum secalinum*), располагающиеся по дюнам и прибрежным пескам. Третья группа является переходной. Из культурных злаков в нее входит только *Triticum monococcum* (пшеница однозернянка), пыльца которой вследствие этого в ископаемом состоянии определяется труднее, чем пыльца других видов пшеницы.

¹ Латинские названия растений здесь и ниже приводятся в транскрипции Фирбаса.



Фиг. 1. Пыльца злаков:

1 — кукуруза; 2 — пшеница; 3 — рожь; 4 — пырей; 5 — тростник; 6 — овсяница
(микрофото М. П. Смирновой; снято при одном и том же увеличении).

Сравнивая гербарную пыльцу с ископаемой, Фирбас считает возможным выделять по этим признакам культурные злаки.

На возможность различать даже близкие виды, несмотря на однообразие пыльцы злаков, указывает и Л. А. Куприянова (1948). Наиболее существенными диагностическими признаками, по ее мнению, являются особенности текстуры экзины, форма колпачка, размер и форма проростковой поры, очертание ее края и отклонения формы зерен от сферической.

По форме пыльцевых зерен и положению проростковой поры Л. А. Куприянова выделяет три группы злаков.

I группа. Злаки с пыльцевыми зернами шаровидной формы. К этой группе относятся наиболее древние трибы — представители главным образом тропической и субтропической флоры.

II группа. Злаки с пыльцевыми зернами яйцевидной или реже эллиптической формы, иногда встречаются виды с пыльцевыми зернами шаровидной формы. Проростковая пора расположена на широком конце зерна. В эту группу входят представители умеренных широт (трибы *Festucaceae* Nees, *Hordeaceae* Benth., *Stipeae* L., *Oryzeae* Kunth.)

III группа. Злаки с пыльцевыми зернами эллиптической и яйцевидной формы. Последние встречается только у культурных видов. Пыльцевые зерна имеют крупную пору, расположенную сбоку, и колпачок над ней. Злаки этой группы обладают наиболее крупной пыльцой. Наряду с культурными растениями некоторые дикорастущие виды также имеют крупную пыльцу. В эту группу входят трибы *Maydeae* Mathiev, *Andropogoneae* Presl. и отчасти *Stipeae* L.

Сведения о размерах пыльцы культурных злаков приводятся многими авторами. Эти данные сведены нами в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что для одних и тех же видов во многих случаях приводятся несколько различные величины. Это, по-видимому, объясняется тем, что для измерений была использована пыльца, подготовленная для препаратов различными способами, а также пыльца, не подвергавшаяся обработке. Вполне возможно, что в некоторых случаях колебание размеров может быть отнесено за счет естественного варьирования величины пыльцевых зерен, что наблюдается даже у одного растения или у отдельных его цветков (Овчинников, 1951; Овчинников и Шиханова, 1953).

Несмотря на некоторые отклонения в цифрах, очевидно, что наибольшие размеры имеет пыльца хлебных злаков. Наиболее крупная пыльца характерна для кукурузы и пшеницы, менее крупная — для проса и риса.

Пыльца кукурузы отличается самыми крупными размерами (66,5—122,0 μ). Даже ее минимальная величина превышает максимальную величину пыльцевых зерен других культурных злаков. Для пшеницы амплитуды колебаний размеров пыльцевых зерен, приведенные большинством исследователей, довольно незначительны — 47,2—64,2 μ .

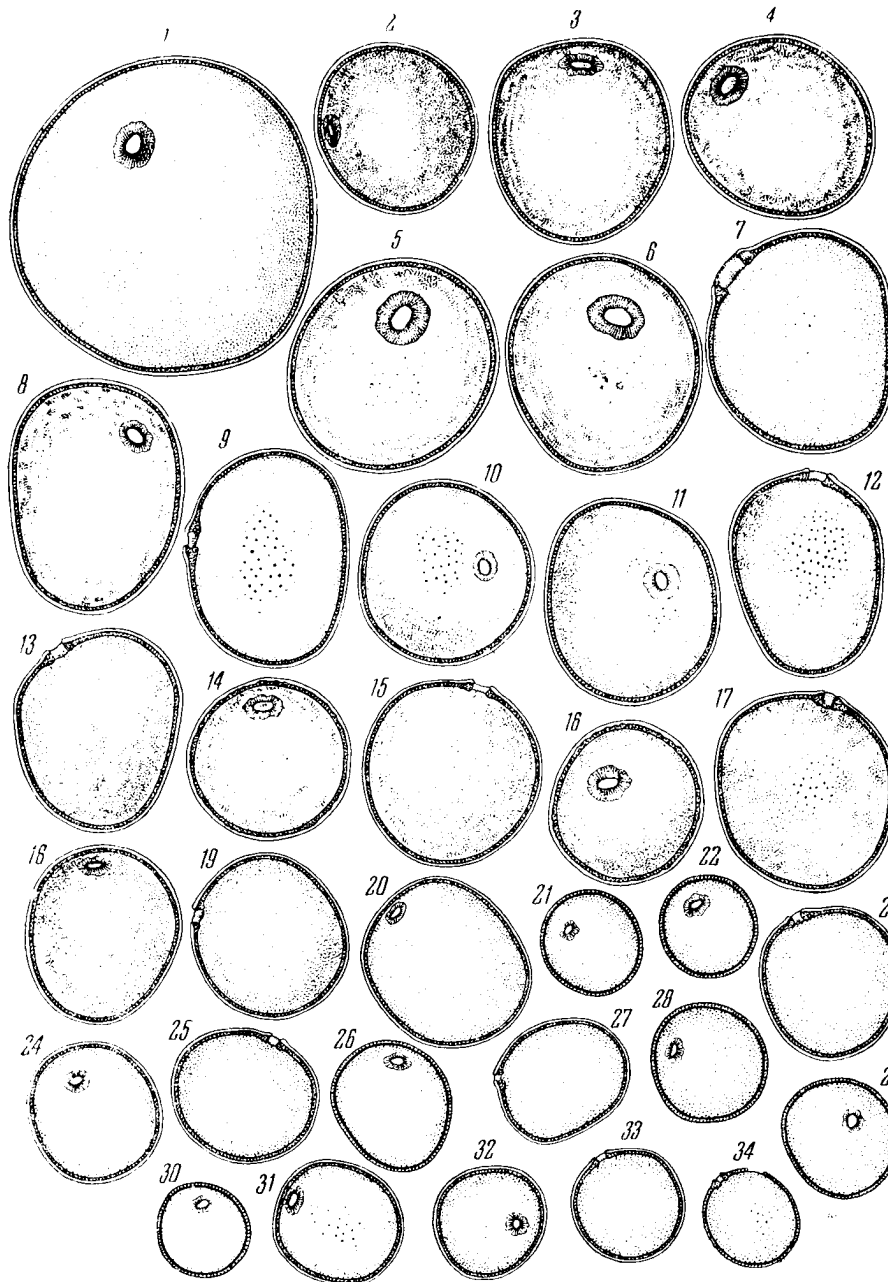
Для дикорастущих злаков характерны пыльцевые зерна величиной от 22,3 до 36,7 μ , их минимальная величина равна, по Фирбасу (Firbas, 1937), 16 μ ¹.

При наших исследованиях мы также подразделили пыльцу злаков на три группы².

Группа культурных злаков: рожь (*Secale cereale* L.), пшеница (*Triticum aestivum* L.), ячмень (*Hordeum* sp.), кукуруза (*Zea mays* L.), просо

¹ Фирбас приводит, как это видно из табл. 1, для большинства злаков меньшую величину пыльцевых зерен, чем другие авторы. Это, по-видимому, объясняется тем, что он пользовался, главным образом, щелочным методом обработки.

² Подразделение на три группы произведено нами независимо от подразделения Фирбаса (Firbas, 1937), хотя некоторое совпадение злаков по группам имеет место.



Фиг. 2. Пыльца злаков, обработанная щелочным способом (Firbas, 1937).

1 — кукуруза; 2 — 7 — пшеница; 8 — 9 — рожь; 10 — 11 — ячмень; 12 — овес; 13 — пырей; 14 — ман-
 нис складчатый; 15 — 17 — коостер; 18 — колосник; 19 — 20 — овсец; 21 — канареечник; 22 — моли-
 ния; 23 — песколюб; 24 — щетинник; 25 — просо; 26 — коротконожка; 27 — ежа сборная; 28 —
 белозуб; 29 — райграсс; 30 — щучка; 31 — манник водяной; 32 — 33 — тростник; 34 — мятлик.

Таблица 1

Наибольший диаметр пыльцевых зерен некоторых культурных и дикорастущих злаков (в μ)

172

Р. В. ФЕДОРОВА

Растение	Андреев, 1925	Кузнецов, 1915	Дорошенко, 1927—1928	Firbas, 1935	Wodehouse, 1935	Erdtman, 1944	Кузнецова, 1948	Овчинников, 1951	Федорова
Культурные злаки									
Кукуруза	84,0—111,0	72,6—95,3	106,7—122,0	66,5	80,0—100,0	—	86,4—92,0	86,7—98,7	83,0—100,0
Пшеница	41,0—56,0*	—	42,9—54,7	39,8—49,8**	48,0—57,0	55,0—63,0	—	49,9—60,4	47,2—64,2
Рожь	52,0—66,0	—	—	41,1	40,0—62,0	54,0—56,0	—	54,5—67,5	47,7—58,2
Ячмень	34,0—42,0	—	—	29,2—41,7	53,0—57,0***	43,0—58,0	—	38,5—49,3	—
Овес	42,0—60,0	—	—	21,6—45,6	56,0—68,0	43,0—45,0	—	33,6—43,3	—
Просо	42,0—48,0	—	—	26,7—31,4	34,5—41,5	49,0—55,0	39,6—44,0	—	39,0—50,0
Сорго	—	—	—	—	—	—	—	—	44,5—50,0
Рис	—	—	—	—	—	—	—	—	35,7—42,8
Дикорастущие злаки									
Тростник	—	—	—	23,5	—	—	28,8—30,0	—	28,9—35,5
Перловник	—	—	—	—	28,5—32,0	—	32,4—36,0	—	30,3—36,7
Мятлик	—	—	—	22,3	22,5—32,0	—	28,5—32,0	—	27,8—35,3
Овсяница	—	—	—	—	31,0—36,5	—	31,0—36,5	—	29,7—34,2
Ежа	—	—	—	27,2	23,5—36,04	—	28,8—36,0	—	29,3—36,0
Пырей	—	—	—	—	28,5—38,8	—	—	—	31,4—37,2

* Для *Triticum monosocum* Л. В. П. Андреев указывает размеры от 38 до 50 μ , в среднем 43 μ .** Для *T. monosocum* и одной разновидности *T. disocum* Фирбас указывает меньшие размеры — от 32,9 до 35,9 μ .

*** Wodehouse, 1945.

(*Panicum* sp.), сорго (*Sorghum* sp.), рис (*Oryza sativa* L.), овес (*Avena sativa* L.)¹.

Промежуточная группа: тимopheевка (*Phleum pratense* L.).

Группа дикорастущих злаков: овсяница (*Festuca sulcata* L.), мятлики (*Poa nemoralis* L.), ежа (*Dactylis glomerata* L.), перловник (*Melica nutans* L.), тростник (*Phragmites communis* Trin.), пырей (*Agropyrum imbricatum* M. B.)².

Пыльцевые зерна обрабатывались нами разными способами — щелочным и ацетоллизным. Из подготовленной таким образом пыльцы изготовлялись препараты с глицерин-желатином. Измерения пыльцевых зерен производились окулярным микрометром (при увеличении в 600 раз) с точностью измерений до десятых долей микрона. Для каждого вида были измерены 25 пыльцевых зерен. Учитывая, что в пыльцевых лабораториях иногда применяется щелочной метод, мы произвели сравнение пыльцевых зерен, обработанных тем и другим способом. Результаты этих наблюдений приведены в табл. 2, 3, 5, 6, 7.

Таблица 2

Размеры пыльцевых зерен ржи и пшеницы при различных способах обработки

Культура и способ обработки пыльцы	Размеры (в м)					
	длина пыльцевого зерна	ширина пыльцевого зерна	диаметр околопорового валика	диаметр поры	толщина оболочки	отношение длины пыльцевого зерна к его ширине*
Р о ж ь						
Щелочной способ . . .	43,1	32,2	6,7	3,2	1,7	1,4 : 1,0
Ацетоллизный способ . .	54,5	36,4	8,9	4,5	1,7	1,5 : 1,0
П ш е н и ц а сорт № 599						
Щелочной способ . . .	51,3	46,3	12,9	5,4	1,5	1,1 : 1,0
Ацетоллизный способ . .	55,3	48,4	13,3	6,3	2,0	1,1 : 1,0

* В. Н. Андреев (1925) указывает следующие соотношения между длиной и шириной пыльцевых зерен: для ржи от 1 : 1,1 до 1,4 : 1 (в среднем 1,3 : 1); для пшеницы от 1 : 1 до 1,3 : 1 (в среднем 1,1 : 1).

Как видно из табл. 2, способ подготовки образцов к анализу значительно изменяет размеры различных элементов пыльцевого зерна и особенно его длину. Изменения, зависящие от способа обработки, по-видимому, испытывает пыльца разных видов, но они проходят по-разному. Так, например, при ацетоллизной обработке пыльца ржи увеличилась гораздо больше, чем пыльца пшеницы, особенно сильно увеличилась ее длина. Значительно изменились также диаметры околопорового валика и поры. Толщина оболочки и соотношение между длиной и шириной пыльцевых зерен изменились очень мало. У пшеницы увеличение пыльцевых зерен происходит равномерно, что, по-видимому, связано с формой пыльцевых зерен и внутренним строением оболочки.

Изменения величины пыльцевых зерен пшеницы, вызванные обработкой, были прослежены на трех сортах (№ 599, № 186 и на многолетнем пырейно-пшеничном гибриде). В большинстве случаев наблюдалось увеличение пыльцевых зерен при ацетоллизной обработке (табл. 3).

¹ Пыльца культурных растений была собрана нами в Подмоскowie и вблизи Ленинграда (г. Пушкин).

² Определения растений и сборы пыльцы были произведены В. Д. Авдеевым.

Таблица 3

Размеры пыльцевых зерен пшеницы при различных способах обработки

Сорт пшеницы и способ обработки пыльцы	Размеры (в μ)												толщина оболочки		
	длина пыльцевого зерна			ширина пыльцевого зерна			диаметр околопорового валика			диаметр поры					
	максим.	миним.	средняя	максим.	миним.	средняя	максим.	миним.	средний	максим.	миним.	средний	максим.	миним.	средняя
№ 599															
Щелочной способ	58,2	44,3	51,3	53,7	38,7	46,3	15,6	8,8	12,9	7,9	3,4	5,4	2,1	1,3	
Ацетолизный способ	59,6	47,2	55,3	53,4	45,9	48,4	15,2	10,5	13,3	7,5	4,5	6,3	2,8	1,1	2,0
№ 186															
Щелочной способ	57,5	48,1	52,8	50,1	44,9	47,9	16,7	11,3	14,2	7,7	4,3	5,9	1,9	1,3	1,6
Ацетолизный способ	59,5	50,7	54,2	53,9	44,8	49,8	16,3	9,6	13,9	7,0	3,6	6,0	1,9	1,3	1,6
Многолетний пырейно-пшеничный гибрид															
Щелочной способ	64,2	49,2	54,9	58,4	42,8	49,5	16,3	11,5	14,1	7,1	4,5	5,8	1,9	1,3	
Ацетолизный способ	64,2	49,0	56,2	57,1	45,2	50,6	17,1	11,1	14,3	7,1	4,1	5,8	1,9	1,3	

КУЛЬТУРНЫЕ ЗЛАКИ

Род *Secale* L.

Secale cereale L.— рожь посевная. Образцы с опытных полей Всесоюзного института зерновых культур (Подмосковье) и Всесоюзного института растениеводства (г. Пушкин, Ленинградской области).

Пыльцевые зерна ржи с опытного поля в Подмосковье имеют характерно вытянутую овальную форму, один конец их слегка расширен. Пора расположена на боковой стороне зерна, чаще на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины от полюса, у более широкого конца пыльцевого зерна. Пыльца ржи крупная (длиной 47,7—58,2 μ , шириной 30,2—42,2 μ^1). Диаметр околопорового валика может достигать 10,5 μ . Пора круглая; ее диаметр в среднем достигает 5,8 μ , чаще около 5 μ . Оболочка двухслойная, оба слоя одинаковой толщины. В среднем толщина оболочки равна 1,8 μ , в отдельных случаях превышает 2 μ . Текстура ясная, слабо заметная, представляется в виде тонкой исчерченности, прерывистой штриховатости.

Пыльцевые зерна ржи (*S. cereale* var. *vulgare* L.) с опытного поля в районе г. Пушкина по своей форме, расположению поры и другим морфологическим признакам не отличаются от сорта ржи из Подмосковья. Однако в размерах пыльцевых зерен наблюдаются некоторые различия. Так, для пыльцевых зерен образца ржи в среднем получены следующие вели-

¹ Размеры здесь и в последующих описаниях приводятся для пыльцы, обработанной ацетолизным способом.

чины: длина — 55,7 μ (54,9—56,9 μ), ширина — 36,7 μ (34—38,3 μ), диаметр околопорового валика — 10,8 μ (9,8—11,9 μ), диаметр поры — 4,9 μ (3,5—5,9 μ), толщина оболочки — 1,5 μ (1,2—1,9 μ).

По исследованиям Н. Н. Овчинникова и Н. М. Шихановой (1953) размеры пыльцевых зерен ржи изменяются в зависимости от того, в какой части пыльника они формируются, от расположения тычинок в цветках и от того, в каких колосьях они находятся (основного побега или подгонов). Так, при расположении в верхней части пыльника длина пыльцевого зерна колеблется от 56,7 до 58,8 μ , а ширина от 38,7 до 42,6 μ ; при расположении в его средней части длина изменяется в пределах от 62,3 до 63 μ , а ширина от 40,7 до 43 μ и при расположении в нижней части пыльника длина пыльцевого зерна составляет 56—59 μ , а ширина 36,4—40,1 μ . При расположении тычинок у наружной чешуи цветка длина пыльцевых зерен колеблется от 55,5 до 61,5 μ и ширина от 37,4 до 42,5 μ ; в тычинках, расположенных у внутренней чешуи, их длина изменяется от 54,5 до 60,2 μ . Обычно в более длинном колосе пыльцевые зерна ржи наиболее крупные: их длина достигает 60—67,5 μ , а ширина — 41,1—46,2 μ . В меньших по длине колосьях подгона длина пыльцевых зерен колеблется от 58,4 до 64,2 μ и ширина от 39,4 до 43,7 μ , наименьшие размеры пыльцевых зерен отмечаются у самых коротких колосьев, цветущих в последнюю очередь. Несмотря на некоторое варьирование размеров пыльцевых зерен ржи, их значительная величина, своеобразная форма и расположение поры остаются постоянными и надежными диагностическими признаками, по которым можно производить определения. Растение ветроопыляемое.

По Н. И. Вавилову (1926), современная посевная рожь возникла из сорняка, который сопутствовал более древним культурам — ячменю и пшенице.

В Средней Европе рожь, как чистая культура, появилась в бронзовом веке. В СССР ее возникновение относится, по-видимому, к более древнему времени, так как в Европу она проникла с востока или юго-востока. По Г. И. Танфильеву (1923), родина ржи — Кавказ, откуда она распространилась в восточную часть Западной Европы.

Несколько дикорастущих видов рода *Secale* распространено на Украине, на юге Европейской части РСФСР, в Казахстане, Туркменистане, Узбекистане и Таджикистане, в прибалхашских пустынных степях, на Кавказе в верховьях рек Мзымты и Большой Лабы (приток Кубани).

Род *Triticum* L.

Triticum aestivum L. — пшеница летняя, сорта 599, 186, многолетний пшенично-пырейный гибрид¹ и *T. vulgare* var. *milturum* Al. Три первых образца с опытного поля Всесоюзного института зерновых культур (Подмосковье); четвертый образец с опытного поля Всесоюзного института растениеводства (г. Пушкин, Ленинградской области).

Образец с опытного поля в районе г. Пушкина имеет пыльцевые зерна несколько меньших размеров, чем гибридные пшеницы из Подмосковья, хотя остальные признаки ее пыльцы — диаметр околопорового валика и поры и толщина оболочки — почти не имеют отличий. Пыльцевые зерна *T. vulgare* var. *milturum* Al. имеют после обработки в среднем следующие размеры: длина — 52 μ (48—56,3 μ), ширина (в наиболее широкой части) — 47,5 μ (42,8—52,6 μ), диаметр околопорового валика — 13,6 μ

¹ Изучение морфологии пыльцы этого сорта пшеницы и ее рассеивания воздушным путем (см. нашу статью «Рассеивание воздушным путем пыльцы злаков» в этом же сборнике) проведено по предложению Н. П. Цицина.

(11,3—15,6 μ), диаметр поры — 5,8 μ (4,5—7,3 μ), толщина оболочки — 1,5 μ (1,1—1,9 μ).

Расположение поры в пыльцевых зернах этой пшеницы всегда полярное на широком конце зерна и не бывает боковым, как это наблюдается у гибридов. Форма пыльцевых зерен также более постоянна и почти всегда остается правильно яйцевидной и изредка бывает несколько несимметричной. Размеры пыльцевых зерен мало варьируют. Мелкие и более округлые пыльцевые зерна, обилие которых отмечено для гибридов, встречаются очень редко.

Пыльцевые зерна пшеницы сортов 599, 186 и пшенично-пырейного гибрида яйцевидно-овальной, или близкой к овальной, часто неправильной формы иногда сплюснуты у широкого конца. Пыльца имеет крупные размеры. По нашим измерениям, наибольший диаметр пыльцевых зерен достигает 64,2 μ , наименьший — 47,1 μ . При измерениях пыльцевых зерен этих трех сортов пшеницы выяснилось, что их величины несколько различны. Наиболее крупной пылью, в среднем с диаметром около 57 μ (от 48 до 64,2 μ), обладает многолетний пырейно-пшеничный гибрид.

По данным Н. Н. Овчинникова и Н. М. Шихановой (1953), величина пыльцевых зерен пшеницы Альбидум 43 изменяется в зависимости от расположения тычинок в цветке (табл. 4).

Таблица 4

Зависимость средних размеров пыльцевых зерен от расположения тычинок в цветке *

Расположение тычинок	№ тычинок и размеры пыльцевых зерен (в μ)							
	1		2		3		4	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
X наружной чешуи	50,6	43,4	50,9	42,8	60,4	55,5	53,8	48,3
X внутренней чешуи	49,9	43,1	50,0	40,6	57,8	49,5	52,0	42,8

* По данным 30 измерений.

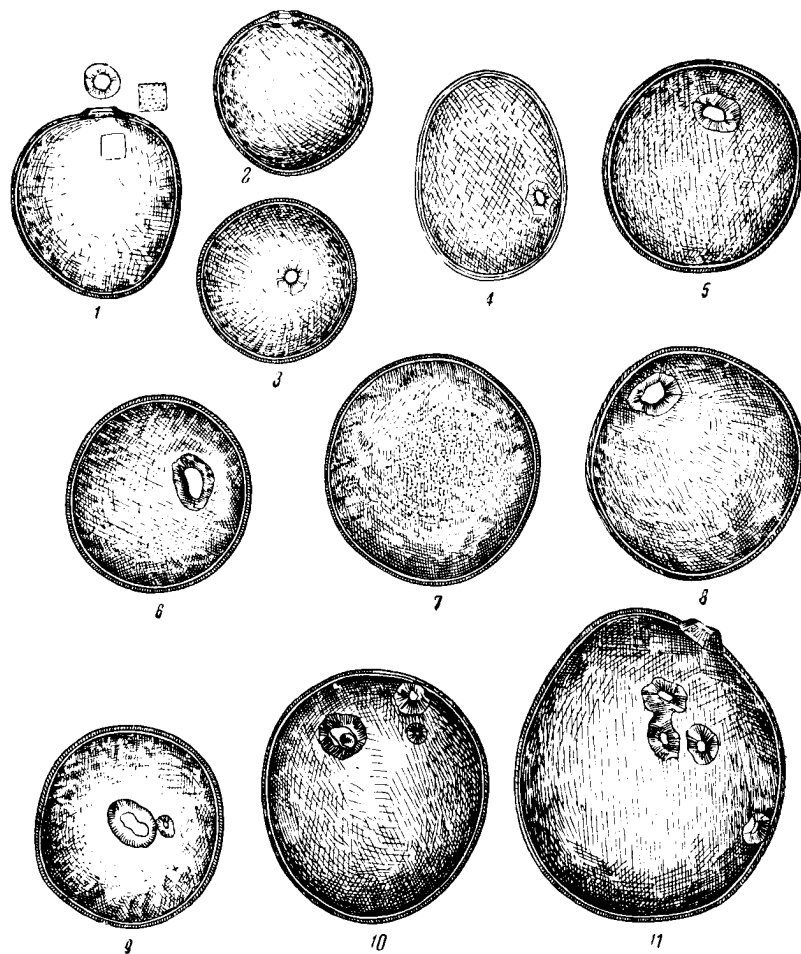
В боковой проекции пора имеет вид цилиндрического канала в полярной проекции — овального или круглого отверстия с волнистыми краями. Как исключение, были отмечены удлиненно-овальные поры. Оболочка состоит из двух слоев одинаковой толщины. Вблизи поры оболочка раздваивается, экзина становится толще интины в два раза. За счет ее утолщения и выпячивания образуется наружный околопоровый валик с легка волнистыми краями. Этот признак является одним из более важных для распознавания пыльцы пшеницы. Текстура оболочки крупнозернистая, более заметная, чем у других культурных злаков, но все же менее четкая, чем у дикорастущих злаков.

В исследованных нами образцах встречались деформированные или недоразвитые округлые зерна небольших размеров. Такие мелкие пыльцевые зерна, мало похожие на нормальные и характерные для пшеницы, могут составлять от 2 до 5%, а деформированные — от 7 до 12%.

Для некоторых гибридных сортов Эрдтман (Erdtman, 1944) указывает на изредка встречающиеся отклонения в морфологии пыльцевых зерен — отсутствие у них пор или наличие от двух до пяти пор (фиг. 3). В последнем случае поры, в зависимости от их количества, располагаются парами или группами. Пыльцевые зерна, имеющие две или несколько пор, обычно

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ПЫЛЬЦЫ КУЛЬТУРНЫХ ЗЛАКОВ 177

отличаются также и по своей величине. Второе упоминание о пыльцевых зернах пшеницы с несколькими порами встречается у Фирбаса (Firbas, 1937), который нашел пыльцу пшеницы с двумя расположенными рядом



Фиг. 3. Пыльца культурных злаков (Erdtman, 1944).

1 — овес; 2—3 — ячмень; 4 — рожь; 5 — пшеница (без поры); 6—11 — пшеница (с различным количеством пор).

и различными по величине порами. При пыльцевых анализах в лаборатории Института географии АН СССР также была отмечена пыльца злаков, имеющая не одну, а две и три поры. В каких отложениях была найдена пыльца таких злаков, установить невозможно. При изучении рецессивной пыльцы пшеницы № 599 и пырейно-пшеничного гибрида мы зарегистрировали несколько пыльцевых зерен с двумя разными по размерам близко расположенными порами. У других видов зерновых культур подобные случаи не имели места. Наличие многопоровых зерен для арктических и некоторых бореальных видов дикорастущих злаков отмечено А. В. Соколовской (1955).

Известны два вида дикорастущих пшениц. Как наиболее древняя группа выделяется *T. monosomit* L. (культурные однозерники).

Интересно отметить, что Фирбас (Firbas, 1937) и по морфологическим признакам пыльцы выделяет *T. monosocum* L. из группы культурных злаков, как вид более близкий к дикорастущим видам.

Происхождение пшеницы недостаточно ясно. Выяснение этого вопроса усложняется тем, что для нее утрачены многие связующие звенья между культурными и дикими видами.

Пшеница является древнейшим хлебным растением. Первичными ареалами, от которых, по К. А. Фляксбергеру (1935), пшеница распространилась до современных, являются юго-западная Азия, Абиссиния, Сирия, Палестина, Армения, Малая Азия и южные Балканы. По мнению Н. И. Вавилова (1929), несмотря на то, что дикая пшеница в большом количестве до сих пор произрастает в Сирии и в северной Палестине, основными очагами ее возникновения следует считать районы западных Гималаев и Африку, главным образом Абисинию, где наблюдается особенное разнообразие культурных форм пшеницы. По П. М. Жуковскому (1950), первичными очагами культуры пшеницы можно считать Грузию и Закавказье.

Род *Avena* L.

Avena sativa L.— овес посевной. Пыльца взята из учебной коллекции Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (Подмосковье) и с опытного поля Всесоюзного института растениеводства (г. Пушкин, Ленинградской области).

Пыльцевые зерна овса достигают в длину в среднем 49 μ , а в ширину 37 μ . В виде исключения были зарегистрированы пыльцевые зерна длиной до 50 μ . Форма пыльцевых зерен овальная или яйцевидная. Заметно достаточно сильное варьирование как формы, так и размеров. По В. Н. Андрееву (1925), отношение длины пыльцевых зерен к их ширине может колебаться в пределах от 1 : 1 до 1,3 : 1.

Околопоровый валик внутренний и более узкий, чем у пшеницы. Пора до 5 μ в диаметре близка к округлой или округлая и расположена у широкого конца пыльцевого зерна. Положение ее большей частью полярное, но иногда пора может быть слегка сдвинута к боковой стороне зерна. Толщина оболочки около 1,5 μ , ее верхний слой несколько тоньше нижнего. Структурных элементов в оболочке не замечено.

В образце с опытного поля в районе г. Пушкина пыльцевые зерна овса имеют следующие размеры: длина 45,3 μ (43—49,4 μ); ширина 39,9 μ (35,3—44,4 μ); диаметр околопорового валика 10,6 μ (9,8—11,7 μ); диаметр поры 4,4 μ (3,6—5,9 μ); толщина оболочки 1,4 μ (1—1,7 μ).

Вудхауз (Wodehouse, 1937), изучавший пыльцу трех видов овса (*Avena fatua* L., *A. barbata* Pott. и *A. sativa* L.), не нашел сколько-нибудь выраженных различий, за исключением того, что пыльцевые зерна одного вида (*A. fatua* L.) были несколько более крупными (до 68 μ).

Несмотря на то, что пыльцевые зерна овса имеют тенденцию отклоняться от типичной для них овально-яйцевидной формы, можно отметить те признаки, которые являются более постоянными и позволяют выделить их среди пыльцевых зерен других культурных злаков в том случае, если они встречаются в ископаемом состоянии совместно. Этими признаками являются крупные размеры пыльцевых зерен, крупные поры с очень слабо выделяющимся околопоровым валиком и расположение пор у широкого конца зерна. Если по своей форме и размерам пыльцевые зерна близки к пыльцевым зернам пшеницы, следует обратить внимание на околопоровый валик: в пыльцевых зернах овса он более узкий и является не наружным, а внутренним образованием.

При определениях следует также учитывать особенно нежную оболочку пыльцевых зерен и гранулированность в текстуре. Однако еще недостаточно ясно, насколько текстура заметна у ископаемых зерен.

Как и рожь, культура овса возникла из сорной растительности. В Германии и Швейцарии известны находки семян овса, относящиеся к бронзовому веку.

Н. И. Вавилов (1926) считает, что имелось пять центров распространения различных видов овса: Средиземноморье, Абиссиния, юго-западная и северная Европа, обширная территория в Азии от Закавказья до Китая и Китай. Некоторые виды дикого овса (*Avena fatua* L. и др.), близкие к культурному, распространены от Монголии и северных провинций Китая до границ земледелия в Сибири и в Европейской части РСФСР.

Г. И. Танфильев (1923) полагает, что предком современного овса, возможно, являлся овсюк или дикий овес (*A. fatua* L.), повсеместно распространенный в Европе и в русских степях. Очевидно, он был введен в культуру там, где был особенно обилен, т. е. в степях южной и юго-восточной России.

Род *Hordeum* L.

Hordeum sp.— ячмень. Пыльца взята из учебной коллекции Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (Подмосковье).

Размеры пыльцевых зерен ячменя сильно колеблются (см. табл. 1). По В. Н. Андрееву (1925), их длина относится к их ширине как 1,2 : 1.

Форма пыльцы варьирует слабо и в большинстве случаев почти шаровидна (см. фиг. 3). Наряду с этой формой, изредка наблюдались эллиптические, слегка сплюснутые у полюсов зерна, и в таких случаях, как правило, ширина их была больше длины или равна ей.

Пора круглая, размером менее 5 μ (в среднем 3,4 μ), с узким хорошо выраженным околоноровым валиком. Расположение ее полярное, иногда слегка сбоку у полюса. Толщина оболочки меньше 2 μ . Структурных элементов в оболочке не замечено.

Фирбас (Firbas, 1937) нашел сходство между пыльцой ячменей и пыльцой рода *Elymus*. Один из видов этого рода — *E. arenarius* — имеет пыльцу по размерам и другим признакам не отличающуюся от пыльцы ячменей. Однако в некоторых условиях представляется возможным особо выделить пыльцу *E. arenarius*, учитывая экологические особенности этого растения, что и было сделано Фирбасом.

Начало культуры ячменя относится к глубокой древности. Ячмень упоминается в числе древнейших культур Египта, Китая и Индии. В Малой Азии известен с 3—4-го тысячелетия до н. э. В Западной Европе, судя по находкам ископаемых зерен и отпечаткам на глиняных сосудах, ячмень произрастал в каменном и бронзовом веках (Кларк, 1953). Возможно, что культурный ячмень был получен разными народами вполне независимым путем (Комаров, 1938).

Дикий ячмень, очень близкий к культурному, обычен в предгорьях Туркестана, распространен в Малой Азии, Сирии, Палестине и Афганистане.

Род *Panicum* L.

Panicum sp.— просо; образец Всесоюзной сельскохозяйственной выставки.

Пыльцевые зерна проса имеют шаровидную, овальную или яйцевидную форму. В длину они достигают в среднем 44,8 μ и в ширину 37,9 μ .

Текстура оболочки зернистая, слабо заметная. Пора круглая, расположена большей частью у полюса, но изредка встречаются зерна, у которых пора слегка сдвинута от полюса к боковой стороне пыльцевого зерна. Околопоровый валик слабо возвышается. Слон оболочки одинаковой толщины. Средний диаметр поры — 3,2 μ , максимальный — 4,3 μ и минимальный — 1,9 μ . Диаметр поры вместе с окружающим ее околопоровым валиком не превышает 9 μ . По данным Л. А. Куприяновой (1948), пыльца *P. crus-galli* L. (образец из Европейской части СССР), принадлежащая близкому роду (*Echinochloa* Р. В.), характеризуется следующим образом. Пыльцевые зерна шаровидные с диаметром 39,6—44 μ ; пора круглая, вместе с околопоровым валиком ее диаметр равен 6,8—8,5 μ , без валика — 5,4 μ , край поры волнистый. Текстура оболочки грубозернистая.

Из приведенных данных следует, что пыльцевые зерна двух исследованных видов очень сходны как по размерам, так и по форме. Основное их различие заключается в диаметре поры. Несмотря на некоторое сходство между пыльцевыми зернами проса и дикорастущих злаков, их можно различать по величине поры. Просо по размерам пыльцевых зерен более близко к культурным видам, а не к дикорастущим, как это вытекает из данных Фирбаса (Firbas, 1937).

Изменение пыльцевых зерен проса под влиянием обработки показано в табл. 5.

Таблица 5

Размеры пыльцевых зерен проса при различных способах обработки

Способ обработки	Размеры (в μ)															Отношение длины пыльцевого зерна к его ширине*
	длина пыльце- вого зерна			ширина пыль- цевого зерна			диаметр око- лопорового валика			диаметр поры			толщина оболочки			
	максим.	миним.	средняя	максим.	миним.	средняя	максим.	миним.	средний	максим.	миним.	средний	максим.	миним.	средняя	
Щелочной . .	43,0	33,2	37,3	36,8	28,0	32,5	8,4	5,1	7,6	4,1	2,1	3,2	1,5	0,6	1,1	1,1 : 1,0
Ацетолитный	49,6	39,9	44,8	42,8	34,2	37,9	9,0	5,3	8,0	4,3	1,9	3,2	2,1	1,1	1,5	1,1 : 1,0

* По В. Н. Андрееву (1925), отношение длины пыльцевого зерна к его ширине равно 1 : 1 или 1,1 : 1

Просо относится к одной из наиболее древних культур, известных с каменного века. Родина проса — Китай и Монголия. По-видимому, просо продвинулось в Европу из Азии вместе с кочевниками. Оно является обычным культурным растением полупустынных районов Азии и юго-востока Европейской части СССР, так как обладает засухоустойчивостью и мирится с песчаными почвами.

Род *Zea* L.

Zea mays L. — кукуруза или маис. Образцы взяты с Всесоюзной сельскохозяйственной выставки и из Средней Азии.

Как уже указывалось, пыльцевые зерна кукурузы являются наиболее крупными (до 122 μ) сравнительно с пыльцевыми зернами как дикорастущих, так и культурных злаков. Известное варьирование размеров пыльцевых зерен кукурузы может иметь место даже на одном растении и на

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ПЫЛЬЦЫ КУЛЬТУРНЫХ ЗЛАКОВ 181

одном цветке. Так, например, по исследованиям Н. П. Овчинникова (1951), в пыльце кукурузы из различных частей пыльника одного и того же растения наблюдалась разница до 11 μ по длине пыльцевого зерна и до 13 μ — по его ширине, а размеры пыльцы, взятой из различных частей соцветия, изменяются на 9,3 μ по длине и на 8,8 μ по ширине пыльцевого зерна. По нашим данным, отклонения в размерах могут быть еще больше. По-видимому, такое расхождение в величинах объясняется влиянием способа подготовки пыльцы для препаратов, а также естественным изменением величины пыльцевых зерен этого растения, особенно в различных условиях его произрастания (табл. 6).

Таблица 6

Размеры пыльцевых зерен кукурузы при различных способах обработки

Место сбора пыльца и способ обработки	Размеры (в μ)															Отношение длины пыльцевого зерна к к его ширине*
	длина пыльце- вого зерна			ширина пыль- цевого зерна			диаметр око- лопорового валика			диаметр поры			толщина оболочки			
	максим.	миним.	средняя	максим.	миним.	средняя	максим.	миним.	средний	максим.	миним.	средний	максим.	миним.	средняя	

Образец со Всесоюзной сельскохозяйственной выставки

Щелочной спо- соб	85,6	63,0	75,0	85,6	58,2	74,0	13,7	10,7	13,7	8,6	5,9	5,9	1,9	1,3	1,6	1,0:1,0
Ацетолизный способ	100,0	83,5	90,7	83,6	66,2	77,2	18,2	11,8	15,7	7,5	4,1	6,1	2,1	1,3	1,8	1,2:1,0

Образец из Средней Азии

Щелочной спо- соб	77,9	63,3	67,8	76,4	58,4	65,8	17,3	10,7	14,0	6,0	3,8	4,8	1,7	1,1	1,4	1,0:1,0
Ацетолизный способ	80,7	64,2	86,5	80,7	64,2	71,3	17,8	10,9	14,8	6,4	4,3	5,6	2,3	1,1	1,7	1,2:1,0

* По В. П. Андрееву (1925), отношение длины пыльцевого зерна к его ширине равно 1,1:1 с колебанием от 1:1 до 1,2:1.

Как показывают данные, приведенные в табл. 6, морфологические признаки пыльцы кукурузы весьма различны, размеры пыльцевых зерен кукурузы, так же как и других растений, при ацетолизной обработке увеличиваются, особенно сильно возрастает их длина. Диаметр поры, околопорового валика и оболочки остается почти без изменения. Трудно допустить, чтобы только один способ подготовки образцов мог обусловить разницу в длине пыльцы до 20 μ . Вероятно, такая амплитуда колебаний свойственна только этому виду культурных злаков, так как пыльцевые зерна других исследованных видов достаточно сопоставимы по величине даже при различных способах обработки.

Пыльцевые зерна кукурузы характеризуются слегка овальной формой. Эти признаки — большая величина и постоянство формы пыльцевых зерен — позволяют с уверенностью отделять пыльцу кукурузы от пыльцы других злаков.

Пора пыльцевого зерна круглая или слегка овальная, по данным Вудхауза (Wodehouse, 1935), сравнительно небольшая — 6,8—9,1 μ , а по нашим данным еще меньше, в среднем 6—6,1 μ , хотя у некоторых пыльцевых зерен она может достигать 8,6 μ . Пора может быть расположена

у полюса или слегка сдвинута к боковой стороне пыльцевого зерна. Структурных элементов в оболочке не замечено. Оболочка имеет два почти равных по толщине слоя. Околопоровый валик небольшой и является, в основном, наружным образованием. Колпачок редко сохраняется после обработки.

В настоящее время кукуруза встречается только в культурном состоянии, но ранее она произрастала и в диком виде (Жуковский, 1950). Родина кукурузы — центральная и Южная Америка. В Португалии и Испании она появилась в начале XV в. и затем широко распространилась в Европе и Азии. Растение ветроопыляемое, образующее до 20 000 000 пыльцевых зерен в мужском соцветии (Жуковский, 1950).

Род *Sorghum* Persz.

Sorghum sp. — сорго (джугара). Образец из Средней Азии (60 км к северу от г. Нукуса).

Пыльцевые зерна имеют слегка овальную, но обычно несимметричную форму, что происходит от чрезвычайного обилия пыльцы в пыльниках. Пора, как правило, слегка сдвинута к боку пыльцевого зерна. Изредка встречаются пыльцевые зерна правильной овальной формы и с полярным расположением поры. Наиболее мелкие пыльцевые зерна имеют правильную шарообразную форму, типичную для дикорастущих злаков. В исследованном образце были встречены деформированные пыльцевые зерна. Длина пыльцевых зерен 44,5—50 м, в среднем — 48,4 м, ширина в наиболее широкой их части — 40,8 — 46,8 м, в среднем — 42,8 м. Диаметр поры — 2,1 — 3,8 м, в среднем 3,1 м. Диаметр околопорового валика 6,3 — 10,7 м, в среднем — 9,2 м, края его четкие и ровные. Толщина оболочки в среднем — 1,7 м с колебаниями от 1,2 до 2,7 м. Наружный и внутренний слой оболочки одинаковой толщины. В области поры они расщепляются слабо, наружный слой слегка приподнят. Текстура оболочки едва заметна. Влияние способа обработки пыльцы показано в табл. 7.

Таблица 7

Размеры пыльцевых зерен сорго при различных способах обработки

Способ обработки	Размеры (в м)												Отношение длины пыльцевого зерна к его ширине			
	длина пыльце- вого зерна			ширина пыль- цевого зерна			диаметр око- лопорового валика			диаметр поры				толщина оболочки		
	максим.	миним.	средняя	максим.	миним.	средняя	максим.	миним.	средний	максим.	миним.	средний		максим.	миним.	средняя
Щелочной . .	49,6	42,8	45,1	48,1	36,5	41,0	9,4	7,1	8,1	3,8	2,1	3,1	1,7	1,3	1,4	1,1 : 1,0
Ацетолизный	50,0	44,5	48,4	43,2	40,9	43,2	10,7	6,3	9,3	3,8	2,1	3,1	2,8	1,3	1,7	1,1 : 1,0

Род *Oryza* L.

Oryza sativa L. — рис посевной. Образец из Средней Азии (80 км к северу от г. Нукуса).

Рис по величине и по форме пыльцевых зерен более близок к дикорастущим злакам, чем рожь, кукуруза, пшеница, ячмень и овес. Размеры пыльцевых зерен риса колеблются от 35,7 до 42,8 м. Их форма изменяется мало, в большинстве случаев они круглые или слегка сплюснутые у по-

люсов. Измерения показали, что длина пыльцевых зерен относится к их ширине, как 0,9 к 1; у других культурных злаков обычно наблюдаются обратные соотношения — длина пыльцевых зерен больше их ширины.

Пора может быть расположена у полюса или несколько сдвинута к боковой стороне пыльцевого зерна, но не так далеко, как у ржи. Пора очень четкая и имеет довольно широкий околопоровый валик, который почти не возвышается. Диаметр поры колеблется от 3,4 до 5,9 μ , в среднем 4,2 μ . В боковой проекции пора имеет слегка воронковидную форму, причем широкий конец обращен к наружной стороне пыльцевого зерна. Диаметр околопорового валика — 8,5—14,7 μ , в среднем 10,4 μ . Текстура оболочки мелкоточечная, едва заметная. Оболочка пыльцевого зерна отчетливо расчленяется на два слоя. Внутренний слой толще наружного вдвое. Толщина оболочки — 1—1,9 μ , в среднем 1,5 μ , по отношению к величине пыльцевых зерен она более толстая и грубая, чем у других культурных злаков. Возможно, что в связи с этим пыльца риса при обработке ее как щелочным, так и ацетолизным способами слабо реагировала на реактивы. Поэтому ее пришлось подвергать их действию в течение более длительного времени. Применение двух различных способов обработки пыльцы риса каких-либо значительных изменений в размерах пыльцевых зерен не выявило, была отмечена лишь более частая встречаемость более удлиненных пыльцевых зерен при щелочном способе, хотя соотношения длины и ширины в среднем оставались те же, что и при ацетолизном способе обработки. Деформированных или недоразвитых пыльцевых зерен не наблюдалось.

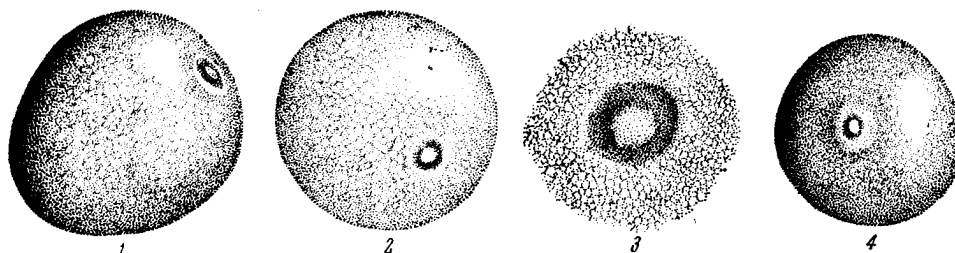
В диком состоянии рис в настоящее время встречается в заболоченных местностях в Южной Азии и Африке (в верховьях Нила). Но рис не является исконно болотным растением (Жуковский, 1950), как известно, существуют и суходольные сорта риса. В юго-восточной Азии рис вошел в культуру за несколько тысячелетий до н. э. В СССР он является очень древней культурой в Средней Азии. В Европе рис стали разводить в VIII в.; в Америке он появился только в XVII в.

ПРОМЕЖУТОЧНАЯ ГРУППА

Род *Phleum* L.

Phleum pratense L. — тимopheевка луговая.

Пыльцевые зерна сфероидальные и слегка овальные (фиг. 4). Их длина достигает 38,8—42,8 μ , ширина — 31,9—40,6 μ . Диаметр поры 3,1—5,1 μ . Край поры имеет легкую волнистость. Толщина оболочки около



Фиг. 4. Пыльца злаков (Wodehouse, 1935).

1 — овсяница; 2 — тимopheевка; 3 — овес (проростковая пора и окружающая ее анзина); 4 — полевица.

2 м, ее текстура выражена слабо. Наружный и внутренний слой оболочки имеют одинаковую толщину.

Как видно из этих данных, пыльцевые зерна тимopheевки имеют большие размеры, чем пыльца других полевых злаков. По форме она также ближе к пыльце посевных, чем дикорастущих злаков. Эти особенности пыльцевых зерен тимopheевки объясняются введением ее в культуру.

ПОЛЕВЫЕ ИЛИ ДИКОРАСТУЩИЕ ЗЛАКИ

Для дикорастущих злаков была изучена пыльца некоторых представителей овсянищевых (*Festuca sulcata* Hack.), *Poa nemoralis* L., *Melica nutans* L., *Dactylis glomerata* L., *Phragmites communis* Trin. и *Agropyrum imbricatum* M. B., относящийся к ячменевым (см. фиг. 2—4). Пыльцевые зерна этих злаков имеют много общего. Они по форме сфероидальные, или совершенно шаровидные, или слегка овальные. Диаметр их колеблется от 27,8 до 36,7 м¹. Расположение поры полярное, диаметр ее равен от 2,1 до 3,4 м. Околопоровый валик наружный, четкий и узкий. Наиболее мелкие зерна характерны для *F. sulcata* Hack. и *Poa nemoralis* L.

Festuca sulcata Hack. — овсяница бороздчатая

Пыльцевые зерна несколько овальные, длина их достигает 29,7—34,2 м и ширина — 26,7 — 31,7 м. Положение поры полярное. Толщина оболочки около 2 м, чаще 1,5 м. Текстура оболочки крупнозернистая, отчетливая, равномерная. Эндэкзина толще экзины, вследствие этого околопоровый валик снаружи слабо выделяется, края его ровные.

Poa nemoralis L. — мятлик боровой

Пыльцевые зерна сфероидальные и очень часто совершенно шаровидные. Длина их колеблется от 27,8 до 35,3 м, ширина — от 27,2 до 34,4 м. Положение поры полярное. Пырь круглые, диаметром около 2—3 м. Околопоровый валик образован за счет выпячивания и утолщения экзины. Оболочка тонкая, чаще около 1 м или несколько толще. Текстура оболочки заметна в виде тонкой зернистости.

Melica nutans L. — нерловник поникающий

Пыльцевые зерна большей частью шаровидные, иногда слегка овальные, длиной 31—36,7 м, шириной 30,3—35,1 м. Пырь круглые, диаметром около 3 м, цилиндрической формы. Положение поры полярное. Толщина оболочки несколько превышает 1 м, ее внутренний слой имеет структурные элементы. Край околопорового валика ровный.

Agropyrum imbricatum M. B. — пырей

Пыльцевые зерна слегка овальные или шаровидные, в длину они достигают 31,4—37,2 м, в ширину — 28,8—34,2 м. Положение поры полярное, она располагается на более широком конце пыльцевого зерна. Диаметр поры 2,1—3,4 м. Околопоровый валик возвышается очень мало. Текстура оболочки достаточно ясная, крупнозернистая.

¹ Вудхауз (Wodehouse, 1935) указывает для *Poa trivialis* размеры пыльцы от 22,8 м. Такая же величина приводится Л. А. Куприяновой (1945).

Dactylis glomerata L.— ежа сборная

Пыльцевые зерна почти всегда шаровидные, изредка слегка овальные, слабо варьируют в очертаниях и величине. Их длина достигает 31—36,7 μ , а ширина — 30,3—35,1 μ . Околопоровый валик узкий и почти не возвышается над поверхностью пыльцевого зерна. Положение поры полярное; ее диаметр равен 2,1—3,4 μ . Раздвоенность оболочки около поры выражена слабо. Толщина оболочки несколько превышает 1 μ , ее текстура выражена слабо.

Phragmites communis Trin.— тростник обыкновенный

Пыльцевые зерна слегка овальные, длиной 25,5—36,5 μ , шириной (в наиболее широкой части) — 22,2—31,6 μ . Положение поры полярное, она расположена на более широком конце пыльцевого зерна. Край поры ровный, ее диаметр колеблется от 2,1 до 3,6 μ . Околопоровый валик снаружи более тонкий, чем внутри пыльцевого зерна; края его ровные. Текстура оболочки крупнозернистая, отчетливая, равномерная. Наблюдается до 28% деформированных и до 3% недоразвитых пыльцевых зерен.

Таким образом, по размерам, форме и другим диагностическим признакам представляется возможным отделить пыльцу культурных злаков от пыльцы дикорастущих злаков. Наиболее важным диагностическим признаком, по которому выделяется пыльца культурных злаков, является ее размер, но все же при определении необходимо руководствоваться и всеми другими признаками. Следует также учитывать, что размеры пыльцевых зерен культурных злаков довольно сильно колеблются. Почти в каждом препарате, изготовленном из рецентной пыльцы культурных злаков, встречалось какое-то, хотя и незначительное, количество пыльцевых зерен, возможно недоразвитых, которые имели размеры, а иногда и форму, отличающиеся от нормальных для пыльцы данного вида, и которые по форме приближались к пыльце дикорастущих злаков. Для пыльцы дикорастущих злаков, характерно наличие структурных элементов (текстуры) на внутреннем слое оболочки. Для пыльцевого анализа этот признак не может быть использован, так как у пыльцы в ископаемом состоянии он не всегда сохраняется. Кроме того, текстура для большинства видов заметна только при большом увеличении (10×90), при рассматривании пыльцы с иммерсией, что исключается при обычных анализах.

Пыльцевые зерна некоторых культурных злаков также сохранили элементы структуры. Так, например, рожь имеет тонкую штриховатость, пшеница — крупную зернистость, более отчетливую, чем у пыльцы других культурных злаков. У риса, проса и сорго текстура выражена очень слабо и заметна лишь в виде равномерной зернистости.

Группа культурных злаков отделяется по пыльце от дикорастущих видов достаточно четко. Для некоторых культурных злаков (кукурузы, ржи, пшеницы) при хорошей сохранности возможны определения пыльцы в ископаемом состоянии. Для пыльцы дикорастущих злаков вследствие ее слабой изученности производить более точные определения не представляется возможным. Пыльца многих видов этих растений сходна как по размерам, так и по морфологии и не имеет сколько-нибудь значительных различий. Многочисленные пыльцевые анализы четвертичных отложений показали, что пыльца злаков в ископаемом состоянии встречается довольно часто и иногда в большом количестве и в хорошей сохранности, допускающей более детальное ее изучение.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Н. Пыльца растений, собираемая пчелами. Харьков, 1925.
- Арциховский А. В. Основы археологии. М., 1954.
- Бенецкая Г. К. и Топяи Ц. Р. Изменчивость пыльцевых зерен кукурузы при различных способах опыления. «Изв. АН СССР», биол. и с.-х. науки, 1950, т. 3, № 9.
- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Л., 1926 (Всес. ин-т прикл. ботан. и новых культур, Гос. ин-т опыт. агрономии).
- Вавилов Н. И. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании. «Природа», 1929, № 5.
- Дорошенко А. В. Физиология пыльцы. «Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции», т. 18, вып. 5. Л., 1927—1928.
- Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. М., 1950.
- Кларк Д. Г. Доисторическая Европа. М., 1953.
- Ковалевский Г. В. Теоретические обоснования географии культурных растений. «Природа», 1946, № 1.
- Комаров В. Л. Происхождение культурных растений. М.—Л., 1938.
- Кулешов Н. В. Ориентировочные опыты с пылью кукурузы. «Сельское хоз-во и лесоводство», 1915, т. 247, № 1.
- Куприянова Л. А. О пыльце однодольных растений. «Сов. ботаника», 1945, т. 13, вып. 3.
- Куприянова Л. А. Морфология пыльцы однодольных. В кн. «Флора и систематика высших растений», вып. 7. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Лавров Л. И. Развитие земледелия на северо-западном Кавказе с древнейших времен до середины XVIII в. В кн. «Матер. по истории земледелия СССР». М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Овчинников Н. Н. Закономерности изменения размеров пыльцы. «Докл. АН СССР», 1951, т. 77, № 4.
- Овчинников Н. Н. и Шиханова Н. М. Неоднородность пыльцы в пределах куста ржи. «Докл. АН СССР», 1953, т. 88, № 5.
- Пыльцевой анализ. М., 1950.
- Рожевиц Р. Ю. Злаки. М.—Л., 1937.
- Слободин В. М. К вопросу о развитии и смене систем земледелия (от времени его возникновения на территории СССР до 1 тысячелетия н. э.). В кн. «Матер. по истории земледелия СССР», М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Сokolovskaya A. V. Некоторые данные о морфологии пыльцы арктических видов злаков. «Научн. бюлл. Ленингр. ун-та», 1955, № 33.
- Танфильев Г. И. Очерк географии и истории главнейших культурных растений. Одесса, 1923.
- Тер-Аванесян Д. В. Роль количества пыльцевых зерен цветка в оплодотворении растений. «Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции», т. 28, вып. 2, Л., 1949.
- Федорова Р. В. О различиях пыльцы дикорастущих и культурных злаков. «Докл. АН СССР», 1956, т. 108, № 1.
- Фляксберггер К. А. Пшеницы. М.—Л., 1935.
- Erdtman G. Pollen morphology of the cereals with notes on the pollen morphology in Triticale «Svensk Botan. Tidsk», 1944, Bd. 38, H1.
- Firbas F. Der pollenanalytische Nachweis des Getriedebaus. «Zeitschr. f. Botan.», 1937, Bd. 31., H. 9/10.
- Wodehouse R. P. Pollen grains, their structure, identification and significance in science and medicine. New-York—London, 1935.
- Wodehouse R. P. Haverer Plants. Waltham, Mass, 1945.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск 77

М. Х. МОНОСЗОН

ОПИСАНИЕ ПЫЛЬЦЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ULMACEAE*,
ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

(для целей пыльцевого анализа)

Настоящая работа представляет собой попытку создания определителя по небольшой группе древесных пород — семейству *Ulmaceae*. Работа была выполнена в спорово-пыльцевой лаборатории Института географии АН СССР. Гербарный материал для описания был взят, в основном, в гербарии Ботанического института АН СССР. Пыльца обрабатывалась ацетолизным методом; зарисовки производились при увеличении в 540—600 раз.

ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ СЕМЕЙСТВА

Описания пыльцы представителей семейства *Ulmaceae* можно найти во многих работах по морфологии пыльцы (Нейштадт, 1933; Erdtman, 1943, 1952; Wodehouse, 1935; Самойлович, 1950 и др.). Однако эти описания довольно краткие и не всегда дают возможность перейти к видовым определениям.

Пыльца представителей семейства *Ulmaceae* весьма характерна и значительно отличается от пыльцы других древесных пород. Произведенное нами детальное описание морфологии пыльцы родов *Ulmus* L. (*U. laevis* Pall., *U. suberosa* Moench., *U. scabra* Mill., *U. foliacea* Gilib., *U. pumila* L., *U. propinqua* Koidz), *Zelkova* Spach. (*Z. carpinifolia* (Pall.) Dipp.) и *Celtis* L. (*C. sinensis* Pers.) показало, что в пределах этого семейства как пыльца родов, так и пыльца видов имеет четкие различия.

В основу характеристики пыльцы родов и отдельных видов были положены следующие диагностические признаки: форма пыльцевых зерен в полярной проекции, характер структуры экзины и ее толщина, расположение и количество пор, форма канала поры.

Пыльца представителей семейства *Ulmaceae* безбороздная и имеет в общем сферондальную форму. В боковой проекции она округлая или несколько сплюснутая по полярной оси. В полярной проекции форма зерен колеблется от округлой до многоугольной (в зависимости от количества пор и четкости околопорового валика). Количество пор, по нашим данным, колеблется от 3 до 6, по указаниям Вудхауза (Wodehouse, 1935) — от 3 до 7, а по данным С. Р. Самойлович (1950) — от 3 до 12 (*Ulmus americana* L.).

Поры расположены экваториально, за исключением пыльцы рода *Celtis* L. и вида *Ulmus americana* L., у которой они могут быть расположены экваториально или могут быть разбросаны по всей поверхности зерна. Поры довольно крупные, в плане имеют округлую или овальную форму, края их часто неровные. Имеется поровая мембрана, структура которой в большинстве случаев четкая.

Экзина двухслойная, однако при рабочем увеличении оба слоя не всегда четко видны. Этим, вероятно, объясняется указание С. Р. Самойлович (там же) на наличие у пыльцы *Ulmaceae* тонкой однослойной экзисы или толстой двухслойной. У края пор экзина образует заметные утолщения, в плане видимые как околопоровый валик. Особенно отчетливо это можно наблюдать у *U. laevis* Pall. и *Zelkova carpinifolia* (Pall) Dipp. Иногда околопоровое утолщение экзисы отсутствует (*U. pumila* L.). Структура экзисы весьма своеобразна. Она представлена извилистым (рельефным или слабо-рельефным), как у большинства видов рода *Ulmus* L., или ячеистым рисунком, как у рода *Celtis* L. и вида *U. propinqua* Koidz. Существует и переходная структура от ячеистой к извилистой, как у пыльцы *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., где не все ячейки замкнуты и образуют извилины, сливающиеся около пор в монолитное утолщение околопорового валика.

По мнению Вудхауса (Wodehous, 1935) структура экзисы у пыльцы семейства *Ulmaceae* представляет собой вдавленности на внутренней поверхности, которые просвечивают сквозь экзину в виде извилистого или ячеистого рисунка.

Ключ для определения пыльцы видов рода *Ulmus* L.

(Размеры даны в микронах)

1. Структура экзисы ячеистая, четкая *U. propinqua* Koidz.
- 0 Структура экзисы извилистая, четкая или нечеткая 2
2. Экзина у пор утолщений не образует. Структура экзисы мелкоизвилистая, не всегда отчетливая при рабочем увеличении 3
- 0 Экзина образует или не образует утолщения у пор. Структура экзисы крупноизвилистая, всегда четкая при рабочем увеличении 4
3. Двухслойность экзисы четкая, экзина довольно толстая, 2,5—3,0. Поры крупные, диаметром 3,5—4,2. Структура поровой мембраны четкая *U. foliacea* Gilib.
- 0 Двухслойность экзисы нечеткая, экзина более тонкая, 2,0—2,5. Поры значительно меньше. Структура поровой мембраны не видна при рабочем увеличении *U. pumila* L.
4. (2,0) Утолщение экзисы у края пор значительное *U. laevis* Pall.
- 0 Утолщение экзисы у края пор незначительное или совсем отсутствует 5
5. Структура экзисы крупноизвилистая, кривизна извилины незначительная. Толщина экзисы 2,8—3,8 *U. scabra* Mill.
- 0 Структура экзисы образована более мелкими извилинами со значительной кривизной, толщина экзисы 2,0—2,8 *U. suberosa* Moench.

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *ULMUS* L.

На территории СССР произрастают 12 видов этого рода.

Форма пыльцевых зерен у исследованных нами видов в полярной проекции округло-многоугольная или, что бывает реже, округлая. В боковой проекции форма пыльцевых зерен овальная, несколько сплюснутая по полярной оси. Диаметр в полярной проекции колеблется от 28,8 до 37,3 м.

По данным С. Р. Самойлович (1950), размеры пыльцевых зерен колеблются примерно в тех же пределах, хотя пыльца обрабатывалась не ацетонизмом, а щелочным методом. Поры расположены экваториально (кроме *U. americana* L.).

Количество пор у исследованных видов колеблется от 3 до 6, чаще встречаются четырех- и пятипоровые пыльцевые зерна. Поры довольно крупные, диаметром от 2,7 до 4,2 μ округлой или овальной формы¹. Мембрана пор имеет довольно четкую зернистую структуру, в некоторых случаях рельефную. Канал пор не всегда хорошо просматривается, форма канала не цилиндрическая (в отличие от пыльцы рода *Zelkova* Spach.) и несколько суживается в центре.

Экзина двухслойная, однако при рабочем увеличении двухслойность не у всех видов отчетливо видна. Слой эндэкины толще слоя эктэкины. Толщина экзины колеблется от 2,0—2,2 μ (*U. pumila* L.) до 2,8—3,2 μ (*U. laevis* Pall.). У края пор экзина может утолщаться, образуя околпорный валик (*U. laevis* Pall.) или, наоборот, пригибаться к порам (*U. foliacea* Gilib.). В некоторых случаях переход экзины к порам почти не нарушает округлого контура зерна в полярной проекции, как, например, у пыльцы *U. pumila* L. Структура экзины извилистая. У пыльцы таких видов, как *U. laevis* Pall., крупноизвилистая, рельефная, у пыльцы *U. pumila* L., *U. foliacea* Gilib. — мелкоизвилистая, не всегда отчетливая при рабочем увеличении. Исключение представляет собой пыльца *U. propinqua* Koidz., у которой структура экзины не извилистая, а крупноячеистая.

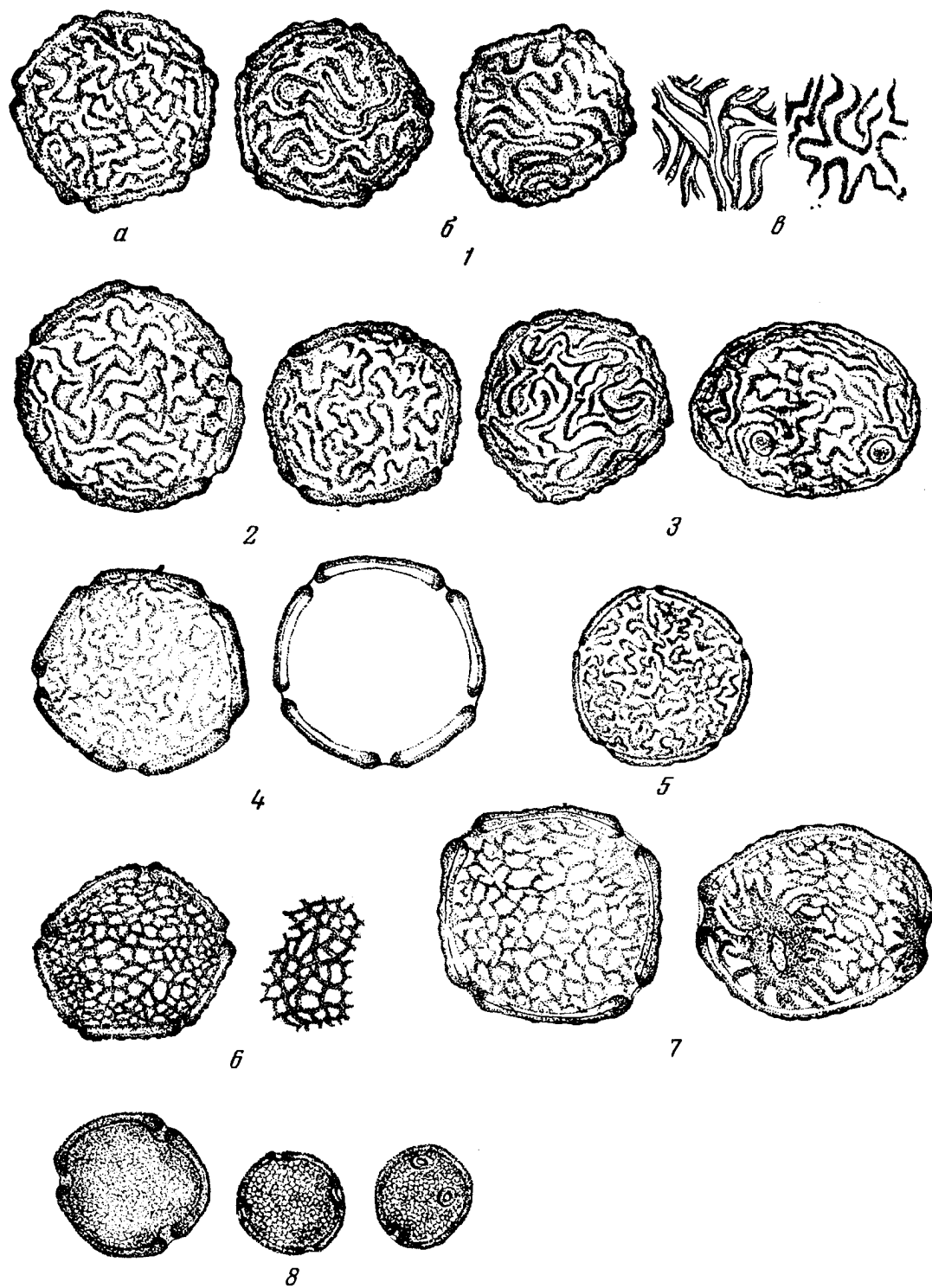
***Ulmus laevis* Pall. — вяз гладкий**
(фиг. 1, рис. 1)

Место сбора: Московская и Владимирская области.

Форма пыльцевых зерен в полярной проекции округло-многоугольная, количество углов может быть 4 или 5, в зависимости от количества пор. Диаметр в полярной проекции от 28,8 до 35,0 μ . В боковой проекции зерна овальной формы, менее сплюснуты по полярной оси, чем у других видов. Величина полярной оси — 25,0 — 30,5 μ . Количество пор колеблется от 4 до 5. Чаще встречается пятипоровая пыльца. Поры довольно крупные — 3,2—4,2 μ в плане округлой, иногда овальной формы. На некоторых зернах края экзины у пор сомкнуты, и канал поры почти не просматривается. Мембрана пор имеет зернистую структуру. С иммерсией можно видеть, что отдельные зерна имеют различную величину и расположены неравномерно.

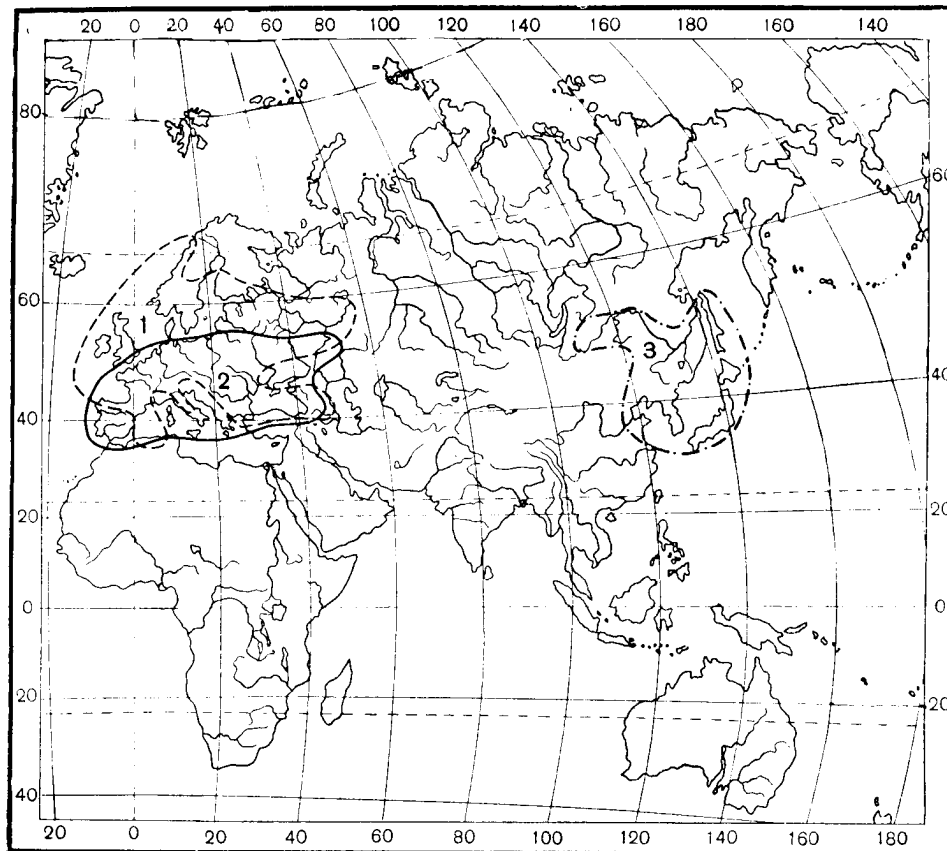
Экзина довольно толстая, 2,7 — 3,0 μ , двухслойность четкая или нечеткая. В отличие от других видов у пыльцы *U. laevis* Pall. экзина к порам заметно утолщена в виде бугорков. Эти бугорки образованы, в основном, слоем эндэкины. В плане это утолщение хорошо просматривается в виде околпорного валика. Характерной особенностью пыльцы этого вида является крупноизвилистая структура экзины. Извилины значительной толщины, но небольшой кривизны. Следует отметить, что пыльца экземпляра из Московской области имела структуру с большей кривизной извилины и на некоторых пыльцевых зернах ячейки были почти замкнуты (фиг. 1, рис. 1). Структура довольно рельефная, и поэтому контур зерна заметно бугристый.

¹ В тех случаях, когда поры пыльцевого зерна имели овальную форму, измерялся их большой диаметр.



Фиг. 1. Пыльца родов *Ulmus* L., *Celtis* L., *Zelkova* Spach.

1 — *Ulmus laevis* Pall.; а — экз. из Московской обл., б — экз. из Владимирской обл., в — элемент структуры; 2 — *U. suberosa* Moench.; 3 — *U. scabra* Mill.; 4 — *U. foliacea* Gilib.; 5 — *U. pumila* L.; 6 — *U. propinqua* Koidz., а — элемент структуры; 7 — *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp.; 8 — *Celtis sinensis* Pers. (при разном увеличении).



Фиг. 2. Современные ареалы:

1 — *Ulmus laevis* Pall.; 2 — *U. suberosa* Moench.; 3 — *U. pumila* L.

U. laevis Pall. произрастает в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, на севере в приречных широколиственно-хвойных.

Область распространения. СССР: северная граница проходит через Карельский перешеек, Петрозаводск, Шенкурск, Вологду, Киров, Пермь, Свердловск, за Урал не переходит, на юге ареал доходит до Саратова и Днепропетровска, захватывает Крым, Предкавказье (фиг. 2).¹

***Ulmus suberosa* Moench. — вяз пробковый**
(фиг. 1, рис. 2)

Место сбора: Киев, Армения (существенных различий пыльцы этих двух экземпляров не обнаружено).

Форма пыльцевых зерен в полярной проекции почти округлая, а не угловатая, как у *U. laevis* Pall., так как экзина у пор утолщений не

¹ Область распространения этого вида, а также описанных далее, приводится по книге «Деревья и кустарники СССР», т. 2 (1951).

образует, в некоторых случаях многоугольный контур только слегка намечается. Диаметр в полярной проекции 30,0—37,0 μ . В боковой проекции форма зерен овальная, сильно сплюснутая по полярной оси. Величина полярной оси 23,0—30,0 μ . Количество пор колеблется от 4 до 6. Чаще встречается пятипоровая пыльца. Форма пор в плане округлая, края их часто неровные. Диаметр пор 3,0—4,0 μ . Канал пор довольно широкий, но в оптическом сечении не всегда отчетливо просматривается из-за недостаточной прозрачности экзины. Структура поровой мембраны даже с умеренней не всегда отчетливая.

Экзина тоньше, чем у *U. laevis* Pall. (2,0—2,7 μ). Двухслойность экзины отчетливо видна только у некоторых пыльцевых зерен. Соотношение слоев такое же, как и у пыльцы *U. laevis* Pall., слой эндэкины значительно толще слоя эктэкины. Следует отметить, что С. Р. Самойлович (1950) указывает на иное соотношение слоев экзины у пыльцы этого вида (слой эктэкины, по ее мнению, толще слоя эндэкины). К порам экзина утолщения не образует, или если образует, то очень незначительное, поэтому околопоровый валик плохо выражен. Структура экзины сильно извилистая, но менее четкая и рельефная, чем у *U. laevis* Pall., извилины значительной кривизны. Контур зерна почти гладкий или слегка бугристый.

U. suberosa представляет собой наиболее ксерофитный вид вязов; растет в широколиственных лесах по склонам оврагов, по опушкам, в кустарниковых зарослях.

Область распространения. СССР: степная и лесостепная зоны Европейской части страны, Крым, Кавказ; Западная Европа; Средиземноморье; Малая Азия (см. фиг. 2).

Ulmus scabra Mill — вяз шершавый или ильм горный

(фиг. 1, рис. 3)

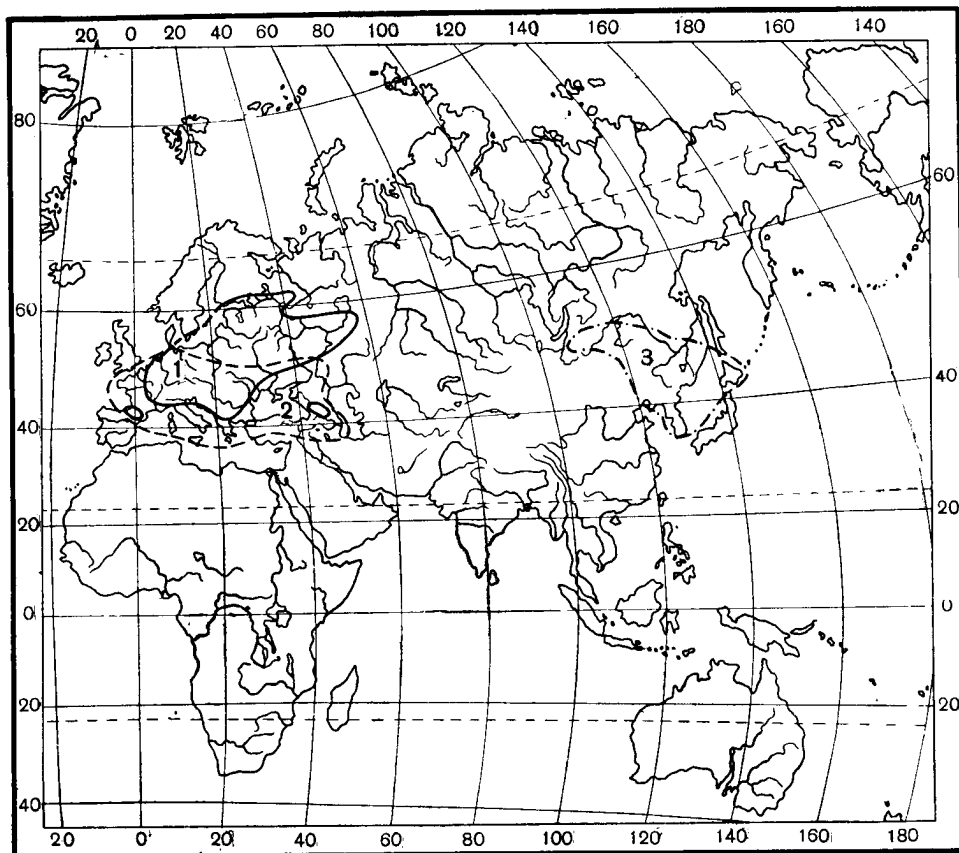
Место сбора: Тульская область.

Форма пыльцевых зерен в полярной проекции округло-многоугольная, угловатость выражена в большей степени, чем у *U. suberosa* Moench. Диаметр в полярной проекции 33,3—37,3 μ . В боковой проекции форма зерен овальная, значительно сплюснутая по полярной оси. Величина полярной оси — 25,0—30,0 μ . Количество пор колеблется от 4 до 5. Форма их овальная или округлая, диаметр достигает 2,7—3,7 μ . Поровая мембрана имеет довольно четкую зернистую структуру. Канал поры довольно узкий, в оптическом сечении не всегда отчетливо просматривается из-за малой прозрачности экзины.

Экзина толщиной 2,7—3,7 μ , ее двухслойное строение не на всех пыльцевых зернах отчетливо видно. Слой эндэкины значительно толще слоя эктэкины. У пор она образует иногда незначительные утолщения, однако в большинстве случаев утолщения отсутствуют. Структура экзины крупноизвилистая, извилины более четкие и меньшей кривизны, чем у *U. suberosa* Moench. В экваториальной проекции в области пор структура экзины становится менее четкой и рельефной. Контур зерна бугристый, так как структурные образования довольно рельефные.

U. scabra Mill. растет в пойменных и плакорных широколиственных и смешанных лесах по берегам рек и озер, часто во втором ярусе дубовых, еловых и буковых лесов.

Область распространения. СССР: северная граница проходит через южную часть Карельского перешейка, Петрозаводск, Вологду, Устюг, верхнее течение р. Вятки, Пермь, южнее Свердловска,



Фиг. 3. Современные ареалы:

1 — *Ulmus scabra* Mill.; 2 — *U. foliacea* Gilib.; 3 — *U. propinqua* Koidz.

за Урал не заходит, на юге черноземной зоны доходит до Саратова и Днепропетровска, захватывает Крым и Кавказ; Скандинавия; Средняя Европа; Балканы; Малая Азия (фиг. 3).

***Ulmus foliacea* Gilib. — вяз листоватый, берест или карагач**
(фиг. 1, рис. 4)

Место сбора: г. Днепропетровск.

Форма пыльцевых зерен в полярной проекции округлая или реже округло-многоугольная, так как экзина не образует утолщений в области пор, и это не нарушает округлости контура зерна. Пыльца довольно крупная, диаметром 33,7—37,0 м. В боковой проекции форма зерна овальная, несколько сплюснутая на полярной оси. Величина полярной оси — 28,5—31,5 м. Поры округлой формы, их количество колеблется от 3 до 5, диаметр пор — 3,3—4,3 м, края их ровные. Поровая мембрана имеет зернистую структуру, расположенную по периферии мембраны и отчетливо видимую только с иммерсией. Канал поры довольно четкий, заметно суживающийся в средней части.

Экзина толщиной 2,5—3,0 м, на многих пыльцевых зернах хорошо видно прогибание слоя эктэкзины к порам. Такое строение пор характерно

для пыльцы этого вида. Двухслойность экзины довольно четкая, соотношение слоев такое же, как у предыдущих видов. Слой эндэскины значительно толще слоя эктэскины. Структура экзины мелкоизвилистая, при рабочем увеличении едва заметная. По форме зерна и структуре экзины пыльца сходна с пыльцой *U. pumila* L., отличаясь от последней диаметром пор и толщиной экзины. Контур зерна гладкий.

U. foliacea встречается в смешанных широколиственных лесах, особенно на аллювиальных почвах в поймах рек, в горах, в речных долинах, в степных районах — в овражных лесах, на Кавказе — в лесах на довольно сухих карбонатных почвах до абс. высоты 1500 м совместно с дубом и грабом.

О б л а с т ь р а с п р о с т р а н е н и я. СССР: северная граница ареала проходит через Киев, Чернигов, Курск, Воронеж, южнее Тамбова. На востоке доходит до Куйбышева и Саратова, заходит в Крым и на Кавказ; Средняя Европа: Англия; южная Европа; Балканы; Малая Азия; северный Иран (фиг. 2).

***Ulmus pumila* L. — вяз приземистый или ильмовник**
(фиг. 1, рис. 5)

Место сбора: Забайкалье.

Форма пыльцевых зерен в полярной проекции округлая, выпуклость пор почти совсем не нарушает округлости контура, так как экзина не образует утолщений. Диаметр в полярной проекции 27,0—36,0 м. В боковой проекции форма зерен овальная, несколько сплюснутая по полярной оси. Величина полярной оси — 25,0—32,0 м. Количество пор колеблется от 4 до 6, чаще встречается пятипоровая пыльца. Поры довольно мелкие, округлые или овальные, плохо ограниченные, так что их диаметр точно измерить не удалось. Поровая мембрана при рабочем увеличении также почти не просматривается, структура ее мелкоточечная.

Экзина довольно тонкая — 2,0—2,5 м, двухслойность ее выражена нечетко. На всем протяжении экзина равной толщины. Структура экзины мелкоизвилистая, нерельефная, но замкнутых ячеек не образует, и более четкая, чем у *U. foliacea* Mill. Контур зерна гладкий или слегка бугристый.

U. pumila L. произрастает по сухим песчано-каменистым почвам в долинах рек и по склонам, иногда на скалах.

О б л а с т ь р а с п р о с т р а н е н и я. СССР: Восточная Сибирь (Забайкалье), Дальний Восток (Амурская область, южная часть Хабаровского края, Приморский край); Китай; Япония; Корея; северная часть Монгольской Народной Республики.

***Ulmus propinqua* Koidz. — вяз сродный**
(фиг. 1, рис. 6)

Место сбора: Дальний Восток (Приморье).

Форма пыльцевых зерен округло-многоугольная или многоугольная (соответственно числу пор пяти-шестиугольная). Диаметр в полярной проекции от 30,0 до 37,0 м. В боковой проекции форма зерна овальная. Количество пор 5—6. Поры довольно крупные, округлой или овальной формы. Канал пор довольно широкий, не на всех пыльцевых зернах отчетливо виден.

Экзина двухслойная, толщиной 2,4—2,6 м, наружный слой более тонкий. В области пор экзина немного утолщается. Характерной особенно-

стью пыльцы *U. propinqua* Koidz. является структура экзины, которая представлена замкнутыми разновеликими ячейками. Стенки ячеек довольно толстые и рельефные, в результате чего контур зерна бугристый. Такая структура экзины резко отличает пыльцу *U. propinqua* Koidz. от пыльцы других видов этого рода. В пределах семейства Ulmaceae сетчатая или ячеистая структура экзины встречается у пыльцы рода *Celtis* L. и частично у пыльцы рода *Zelkova* Spach. Однако характер сетчатости у *U. propinqua* Koidz. иной (см. общее описание пыльцы семейства и фиг. 1, рис. 6 и 7).

U. propinqua L. растет в речных долинах, на речных островах, по горным склонам, на песчаных гривах, в смешанных лесах и на открытых местах.

О б л а с т ь р а с п р о с т р а н е н и я. СССР: Восточная Сибирь (восточная часть Забайкалья), Дальний Восток (Амурская область, Приморский край, Сахалин, Курильские острова); Монгольская Народная Республика; Китай; Япония (см. фиг. 3).

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *ZELKOVA* SPACH.

Род *Zelkova* включает 6 видов, распространенных в Азии и на Кавказе.

Zelkova carpinifolia (Pall.) Dipp. — дзелькова граболистная
(фиг. 1, рис. 7)

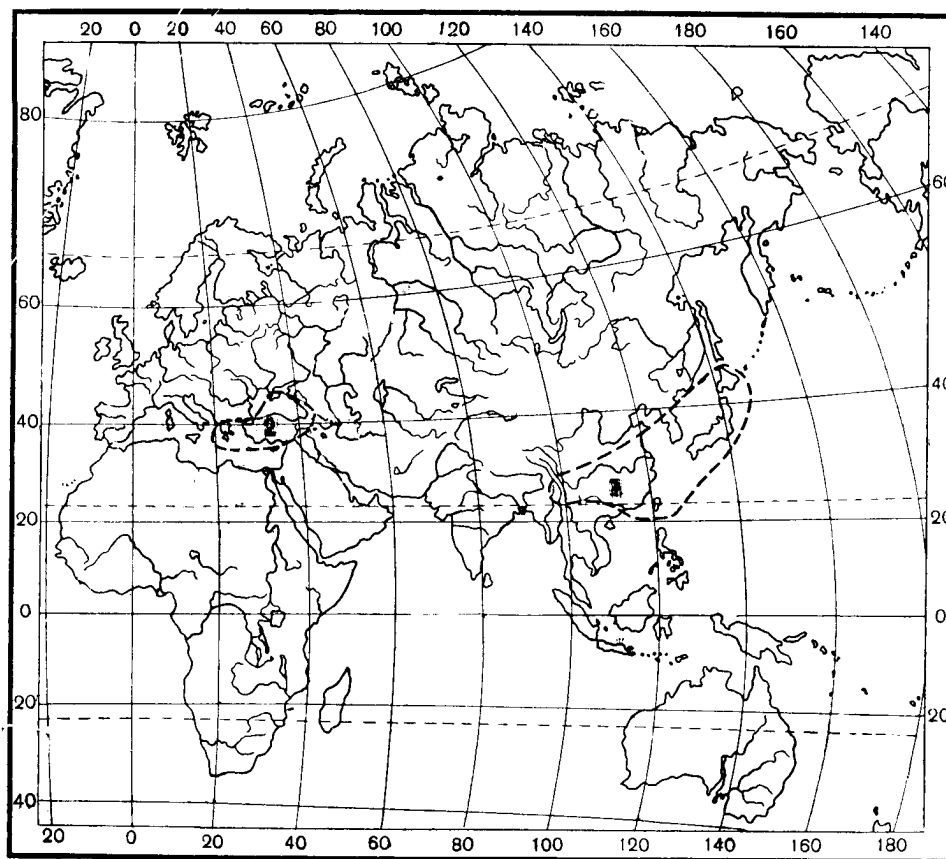
Место сбора: Кутаис.

Была исследована пыльца двух экземпляров *Z. carpinifolia* (Pall.) Dipp. Существенные различия в морфологии пыльцы этих экземпляров не были обнаружены. Форма пыльцевых зерен в полярной проекции округло-многоугольная, в зависимости от количества пор. Пыльца крупных размеров, диаметром 38,7—43,2 м. С. Р. Самойлович (1950) указывает на несколько меньшие размеры пыльцы (27,0—33,0 м со средней величиной 28,0 м), что связано с обработкой пыльцы щелочным методом. В боковой проекции форма зерен овальная, несколько сплюснутая по полярной оси. Поры довольно крупные — 3,7—4,0 м, их количество колеблется от 4 до 5, четко ограниченные, округлой или овальной формы, часто с неровными краями. Канал пор в оптическом сечении четкий, цилиндрический (в отличие от пыльцы рода *Ulmus* L.). Структура поровой мембраны четкая, крупнозернистая.

Экзина довольно толстая — 2,7—3,2 м, к порам заметно утолщается, образуя бугорки, выраженные на отдельных пыльцевых зернах в разной степени. Оба слоя экзины почти равной толщины. С иммерсией можно рассмотреть, что слой эндэкзины во внутренней части расчленяется на два слоя, однако при рабочем увеличении это не просматривается. Структура экзины представляет собой переходный тип от ячеистой к извилистой. В полярной проекции отчетливо видны замкнутые и незамкнутые ячейки, которые к порам переходят в извилины, сливающиеся у пор в монолитное утолщение околопорового валика. Такое своеобразие структуры экзины и крупные размеры зерна отличают пыльцу рода *Zelkova* Spach. от пыльцы других родов этого семейства.

Z. carpinifolia (Pall.) Dipp. растет вместе с дубом, ясенем и грабом, редко образует чистые насаждения. В западной части Закавказья поднимается до 300 м, в районе Ленкорани до 1200 м над ур. м.

О б л а с т ь р а с п р о с т р а н е н и я. СССР: южная часть западного Закавказья, Карабах и Ленкорань (фиг. 4).



Фиг. 4. Современные ареалы:
1 — *Celtis sinensis* Pers.; 2 — *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp.

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *CELTIS* L.

Род *Celtis* L. содержит около 70 видов. В СССР в диком состоянии произрастают два вида (*C. caucasica* Willd. и *C. glabrata* Stev.) и восемь видов интродуцировано. Нами была описана пыльца лишь одного вида рода *Celtis* — *C. sinensis* (из Китая). Описание же пыльцы видов, произрастающих в СССР, не приводится из-за отсутствия достоверного материала.

Пыльцевые зерна рода *Celtis* L. сфероидальной формы, в полярной проекции они имеют округлые или округло-угловатые очертания. В отличие от пыльцы других родов семейства Ulmaceae пыльца рода *Celtis* L. в боковом положении имеет также почти округлую, а не сплюснутую форму. Борозды отсутствуют. Количество пор колеблется от 3 до 6 (*C. sinensis* Pers., для других видов у нас сведения отсутствуют), они расположены экваториально или разбросаны по всей поверхности зерна, окружены довольно отчетливым околопоровым валиком. Канал поры цилиндрический. Структура экзины мелкоячеистая, неотчетливая. Размеры пыльцевых зерен в пределах рода для отдельных видов существенно колеблются. По данным С. Р. Самойлович (1950), диаметр пыльцевых зерен различных видов каркаса колеблется от 25,0 до 55,0 мкм¹. Эрдтман (Erdtman, 1943) ука-

¹ В работе С. Р. Самойлович не указаны виды, на основании анализа которых даны размеры пыльцы для всего рода.

зывает для *C. aculeata* размеры в 17,0 — 21,0 μ . По нашим данным, диаметр пыльцевых зерен *C. sinensis* Pers. равен 24,3—29,3 μ . По своим морфологическим признакам (структура экзины, строение и расположение пор) пыльца рода *Celtis* L. существенно отличается от пыльцы других исследованных нами родов семейства Ulmaceae.

***Celtis sinensis* Pers.— каркас китайский**

(фиг. 1, рис. 8)

Место сбора: Китай.

Форма пыльцевых зерен сфероидальная, в полярной проекции почти округлая (округло-треугольная или округло-угловатая, в зависимости от количества пор). Диаметр в полярной проекции — 24,3—29,3 μ . По данным С. Р. Самойлович (1950), диаметр пыльцевых зерен *C. sinensis* Pers. колеблется от 21,0 до 30,0 μ (в среднем 22,8 μ). Количество пор достигает 3—5, их диаметр равен 2,6—3,6 μ ; они расположены экваториально или разбросаны по всей поверхности зерна. Канал пор четкий, довольно широкий, цилиндрический. Поры окружены отчетливо видимым в плане околноровым валиком, образованным утолщением экзины по ее внутреннему контуру, поэтому в оптическом сочетании очертания пыльцевого зерна почти округлые, без заметных выпуклостей в области пор. Порова мембрана гладкая.

Экзина довольно тонкая — 1,6—2,2 μ , двухслойная, наружный слой более тонкий. При рабочем увеличении оба слоя видны не всегда отчетливо. Этим объясняется, очевидно, то, что С. Р. Самойлович (1950) в описании пыльцы рода *Celtis* L. указывает на наличие у некоторых пыльцевых зерен толстой двухслойной экзины или тонкой однослойной. По нашим данным, экзина у пыльцы этого рода двухслойная, лишь с разной степенью четкости. Структура экзины мелкоячеистая, нерельефная, контур зерна ровный.

C. sinensis Pers. произрастает на сухих почвах.

О б л а с т ь р а с п р о с т р а н е н и я. Китай; Япония; Корея см. фиг. 4).

Морфологические признаки пыльцы семейства Ulmaceae

(размеры в μ)

Вид	Диаметр	Количество пор	Толщина экзины	Структура
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	28,8—35,0	4—5	2,7—3,0	Крупноизвилистая, четкая
<i>U. suberosa</i> Moench.	30,0—37,0	4—6	2,0—2,7	Среднеизвилистая, четкая
<i>U. scabra</i> Mill.	33,3—37,3	4—5	2,7—3,7	Крупноизвилистая, четкая
<i>U. foliacea</i> Gilib.	33,7—37,0	3—5	2,5—3,0	Мелкоизвилистая, нечеткая
<i>U. propinqua</i> Koidz.	30,0—37,0	5—6	2,4—2,6	Ячеистая, четкая
<i>U. pumila</i> L.	27,0—36,0	4—6	2,0—2,5	Мелкоизвилистая, нечеткая
<i>Zelkova carpinifolia</i> (Pall.) Dipp.	38,8—43,3	4—5	2,7—3,2	Переходного типа от извилистой к ячеистой
<i>Celtis sinensis</i> Pers.	24,3—29,3	3—5	1,6—2,2	Мелкоячеистая, нечеткая

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Деревья и кустарники СССР, т. 2. М.—Л., АН СССР, 1951.
Н е й ш т а д т М. И. Инструкция (пособие) по анализу пыльцы в торфе. В кн. «Сб. инструкций по исследов. торфа и торфяных залежей», ч. 1. Геоботанический анализ торфа. М., 1933.
С а м о й л о в и ч С. Р. Морфология пыльцы Angiospermae покрытосеменных растений. В кн. «Пыльцевой анализ». М., 1950.
Э р д т м а н Г. Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию), т. 1. Покрытосеменные. М., 1956.
E r d t m a n G. An introduction to pollen analysis. Waltham, Mass., 1943.
E r d t m a n G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiospermis. (An introduction to palynology). Waltham, Mass., 1952.
W o d e h o u s e R. P. Pollen grains; their structure, identification and significance in science and medicine. New York—London, 1935.
-

СО Д Е Р Ж А Н И Е

П р е д и с л о в и е	3
В. П. Г р и ч у к. Нижняя граница четвертичного периода (системы) и ее стратиграфическое положение на Русской равнине	5
З. П. Г у б о н и н а. Предварительные данные палеоботанического изучения плейстоценовых отложений севера Западной Сибири	91
Е. А. М а л ь г и н а. К вопросу о формировании спорово-пыльцевых спектров в условиях пустынь Средней Азии	113
Р. В. Ф е д о р о в а. Распространение пыльцы березы воздушным путем	139
Р. В. Ф е д о р о в а. Рассеивание воздушным путем пыльцы злаков	145
М. Х. М о н о с з о н. Рассеивание воздушным путем пыльцы маревых	157
Р. В. Ф е д о р о в а. Некоторые особенности морфологии пыльцы культурных злаков	166
М. Х. М о н о с з о н. Описание пыльцы представителей семейства Ulmaceae, произрастающих на территории СССР (для целей пыльцевого анализа)	187

Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР
Вып. 21

Работы по спорово-пыльцевому анализу

Труды Института географии,
т. LXXVII

Утверждено к печати Ин:
Академии наук СССР

*

Редактор издательства М. И. Сенилова
Технический редактор В. И. Грузгуль

*

РИСО АН СССР № 1-38Р. Сдано в набор 5/VII 1959 г.
Подписано к печати 30/XI 1959 г. Формат 70×108^{1/16}.
12,5 печ. л. 17,12 усл. печ. л. 16,7 уч.-изд. л.
Тираж 1300 экз. Т-42742 Изд. № 2906. Тип. зак. № 2185.
Цена 11 руб. 70 коп.

Издательство Академии наук СССР
Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография Издательства АН СССР
Москва, Г-39, Шубинский пер., 10

О П Е Ч А Т К И

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
22	15 св.	<i>Mirsine</i>	<i>Myrsine</i>
39	11 св.	<i>Euonimus</i>	<i>Euonymus</i>
92	схема, 3 гр. сл., 3 св.	Q_2^2, Q_3^2	$Q_2^2 - Q_3^2$
92	схема, 3 гр. сл., 4 св.	Q_1^1	Q_1^2
163	табл. 2, 3 графа, 3 св. и 5 св.	<i>Gypsophylla</i>	<i>Gypsophila</i>

Тр. Ин-та географии, вып. 77

STAT

Page Denied

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

Т Р У Д Ы И Н С Т И Т У Т А Ф И З И К И З Е М Л И

№ 6 (173)

**С Е Й С М И Ч Е С К А Я
Р А З В Е Д К А**



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА — 1959

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ГРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ

№ 6 (173)

СЕЙСМИЧЕСКАЯ
РАЗВЕДКА



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1959

Ответственный редактор
доктор физико-математических наук
И. С. БЕРЗОН

ПРЕДИСЛОВИЕ

Отдел сейсмических методов разведки Института физики Земли АН СССР в последние годы занимается, главным образом, экспериментальным изучением динамических характеристик сейсмических волн различных типов — амплитуд, частотных спектров, особенностей формы записей, поляризации. Целью этих исследований является изучение вопросов физики распространения сейсмических волн в реальных средах и усовершенствование методов сейсмической разведки на основе использования динамических особенностей сейсмических волн и путем регистрации новых классов волн, которые до настоящего времени совсем или почти совсем не нашли применения в разведке — поперечных, обменных, поверхностных и других типов волн. В настоящем сборнике приведены некоторые результаты исследований в указанном направлении.

Первые четыре статьи сборника главным образом посвящены теоретическому рассмотрению амплитудных особенностей волн. В статье А. М. Епинятовой дан анализ результатов теоретических исследований, проведенных различными авторами для продольных головных волн. На основе сделанного анализа усовершенствованы методы интерпретации амплитудных графиков при определении параметров, характеризующих затухание головных волн с расстоянием. В статье Ю. П. Васильева дан анализ коэффициентов отражения и прохождения для продольных и обменных волн, что особенно важно в связи с развитием методов сейсмо-разведки, основанных на регистрации обменных волн. В статье С. П. Стародубровской предложена методика расчета теоретических сейсмограмм для волн, возникающих в твердой среде, содержащей тонкий слой, и на основании проведенных расчетов сделаны некоторые выводы о различиях в динамических особенностях волн, отраженных от тонкого слоя и от границы полупространства. В статье И. С. Берзон дан приближенный способ расчета изменения с расстоянием амплитуд волн, отраженных от тонких слоев, для случая, когда тонкий слой и окружающие его среды являются жидкими.

Следующие четыре статьи посвящены вопросам частотного анализа сейсмических волн. В статье В. С. Исаева обсуждается вопрос о зависимости спектра волны от числа периодов колебаний на записи, представляющий интерес для методики частотного анализа сейсмических волн.

В статье Л. Л. Худзинского предложен способ определения спектров отдельных волн по спектру интерференционного колебания, образовавшегося в результате наложения этих волн. В следующей статье В. С. Исаева рассматриваются искажения спектров волн при группировании сейсмограмм. Статья И. С. Берзон посвящена одному из вопросов количественной интерпретации данных частотного анализа сейсмических волн; в ней предложен способ определения зависимости от частоты коэффициента отражения продольных волн от тонкого слоя (или спектра коэффициента отражения) по экспериментальным спектрам отраженных волн. Во всех перечисленных статьях, наряду с теоретическим рассмотрением, приведены экспериментальные данные по изучению спектров волн различных типов.

Следующие две работы связаны с разработкой методики интерпретации динамических особенностей волн. В статье М. И. Раң-Хизгия предложен способ осреднения амплитудных графиков, построенных по экспериментальным данным; способ позволяет исключить влияние случайных отклонений амплитуд на корреляционных приборах, нередко искажающих ход амплитудных графиков. Работа Т. Г. Ивановой посвящена изучению зависимости кажущихся углов выхода продольных и поперечных волн от частоты. На экспериментальном материале показана возможность определения по углам выхода зависимости скорости в верхнем слое от глубины и установления связи между мощностью слоя, которой соответствует вычисленная скорость, и длиной волны.

Следующие три работы посвящены изучению волн, которые до настоящего времени мало исследованы и почти не используются в сейсмической разведке и при глубинном сейсмическом зондировании земной коры. В работе И. С. Берзон рассматриваются вопросы определения эффективных скоростей распространения поперечных волн по голограммам обменных отраженных волн и предложены способы расшифровки типов обменных волн по результатам определения скоростей. Здесь же приведены экспериментальные данные по регистрации обменных отраженных волн. В статье Л. В. Молотовой обсуждаются наблюдаемые данные по регистрации продольных отраженных волн, соответствующих границе Мохоровичича. Данные получены при проведении работ по низкочастотной модификации КМПВ по изучению строения кристаллического фундамента, залегающего под мощной толщей карбонатных отложений. Изучение глубинных отраженных волн представляет интерес для дальнейшего развития метода глубинного сейсмического зондирования земной коры, который в настоящее время базируется на использовании преимущественно продольных преломленных волн.

В статье Л. И. Ратниковой дан анализ экспериментальных данных по регистрации поверхностных волн на небольших расстояниях от источника. Полученные результаты показывают целесообразность дальнейшего изучения и использования поверхностных волн в сейсмической разведке, главным образом для изучения упругих констант слоев, залегающих на малых глубинах.

Работа Г. Н. Парийской посвящена экспериментальному изучению динамических особенностей преломленных (головных) волн, соответствующих вертикально-слонстой среде со сложной криволинейной преломляющей границей и усовершенствованию методики разведки указанных сред.

Следующие три статьи посвящены вопросам сейсмической аппаратуры, связанным с изучением и использованием динамических особенностей сейсмических волн. В работе Л. И. Боканенко предложен способ контроля чувствительности сейсмической аппаратуры, использование которого позволит повысить точность построения амплитудных графиков, а, следовательно, и точность их интерпретации. В работе А. Я. Меламуда и Н. С. Шипилина описана разработанная ими высокочастотная сейсмическая аппаратура, применяемая как специально для изучения динамических характеристик сейсмических волн, так и для высокочастотной сейсмической разведки. В статье О. Г. Сорохтина дано описание многоканального импульсного сейсмокопа, который может быть использован при модельных исследованиях и при импульсном сейсмическом каротаже скважин.

Н. С. Берзон

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. Т Р А Д Ы И Н С Т И Т У Т А Ф И З И К И З Е М Л И № 6 (173)

А. М. Епипатьева

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА ФОРМУЛ ДЛЯ АМПЛИТУД ПРЕЛОМЛЕННЫХ ВОЛН

Проведено сравнение формул для амплитуд продольных преломленных волн в случае твердых и жидких сред при различном типе источников (гармонических и импульсных). Выявлены общие особенности формул и проведен их анализ. Введены изменения в способы определения по экспериментальным данным показателя степени функции расхождения, коэффициента поглощения и разности коэффициентов поглощения.

Для анализа экспериментальных сейсмических данных, для разработки способов интерпретации динамических особенностей записей и, главное, для установления закономерностей физического характера в поведении амплитуд преломленных волн необходим детальный анализ результатов решения теоретических задач. Для преломленных волн в первую очередь представляет интерес случай преломления на границе двух полупространств.

В настоящее время разными авторами получено решение задачи об амплитудах преломленных (головных) волн, соответствующих границе раздела двух полупространств. Для твердых сред — работы группы Г. И. Петрашеня [1, 2 и др.] Н. В. Зволинского [3, 4] и др.; для жидких сред — работы Л. М. Бреховских [5, 6], Н. В. Зволинского и Л. П. Зайцева [7]. В работах [1, 2, 3, 4 и 7] решение получено для импульсных источников разных типов, а в работе [5] — для гармонического источника. Выражение для амплитуд преломленных волн в разных работах записано в разной форме, причем для случая твердых сред выражения имеют очень сложный вид, не позволяющий провести общего анализа. Для твердых сред и импульсных источников опубликованы асимптотические формулы, не справедливые в области, близкой к начальной точке.

Формула, приведенная в работе [5] для жидких сред и гармонических источников, справедлива при любых удалениях от начальных точек, и возможен ее общий анализ.

В сейсморазведке необходимо использовать решение задачи для твердых поглощающих сред при импульсных источниках. Однако уже ранее в работах [8, 9, 10, 11] было показано, что некоторые закономерности в распространении сейсмических волн в реальных средах согласуются

с результатами решений теоретических задач для жидких сред и гармонических источников. В настоящей работе это сделано в более общей форме. Проведено сравнение формул для разного типа сред и разных источников, выявлены общие закономерности и сделано заключение, что решение задачи для жидких сред и гармонических источников позволяет изучить некоторые качественные закономерности в поведении амплитуд преломленных волн в твердых средах и при импульсных источниках. Проведен анализ формул для амплитуд преломленных волн в жидких средах при гармонических источниках. Эта часть работы является дальнейшим развитием анализа формул для жидких сред, данного в работе [10]. Полученные в работе результаты использованы для уточнения способов количественной обработки данных об амплитудах сейсмических волн — способов определения показателя степени функции расхождения, коэффициента поглощения и разности коэффициентов поглощения сейсмических волн.

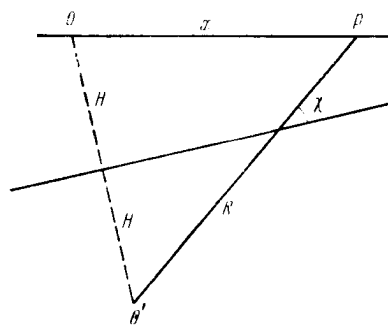
§ 1. ФОРМУЛЫ ДЛЯ АМПЛИТУД ПРОДОЛЬНЫХ ПРЕЛОМЛЕННЫХ ВОЛН

Рассмотрим общий вид формул для амплитуд продольных преломленных волн, соответствующих границе полупространства в непоглощающих средах.

а) Формула Л. М. Бреховских для жидких сред при гармоническом источнике

В работе [5] приведена формула для амплитуды A звукового потенциала преломленной (головной) волны при источнике в виде пульсирующей сферы бесконечно малого радиуса. Источник и приемник расположены в среде со скоростью V_1 , выше границы раздела двух жидких сред. Скорость во второй среде V_2 , причем $V_2 > V_1$. Формула для амплитуды звукового потенциала имеет следующий вид:

$$A = \frac{p}{mR \left(\frac{k_0 R}{2} \right)^{3/4} \left[\sin \chi_0 \cos \chi \cos^3 \frac{(\chi_0 - \chi)}{2} \right]^{1/2}} \cdot \frac{F(\eta)}{\eta^{3/2}}, \quad (1)$$



Фиг. 1. Схема к формуле (1).

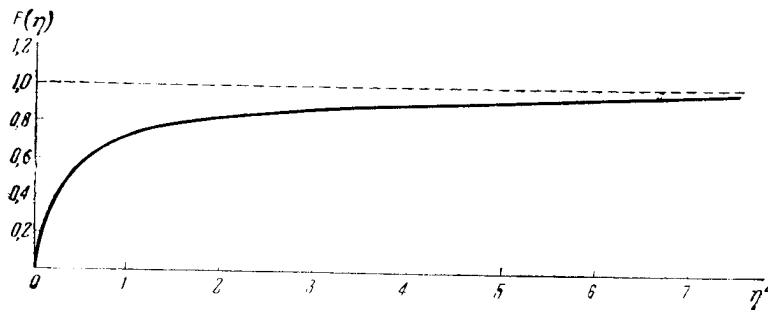
где $p = \frac{V_1}{V_2}$, $m = \frac{\rho_2}{\rho_1}$, ρ_2 и ρ_1 — плотности в нижней и верхней средах; R — расстояние от точки зеркального изображения O' до точки наблюдений P (фиг. 1); χ — угол, образуемый границей раздела и прямой линией, проведенной из точки O' в точку P ; χ_0 — предельный угол, определяемый из условия $\cos \chi_0 = p$; $k_0 = \frac{2\pi}{\lambda}$ — волновое число; λ — длина волны в среде со скоростью V_1 ; $\eta = \sqrt{2k_0 R} \sin \frac{\chi_0 - \chi}{2}$; $F(\eta)$ — функция от η .

В работе [5] эта функция представлена в виде ряда и табулирована.

$F(\eta)$ увеличивается с увеличением η и в пределе стремится к 1 (при $\eta = 0$ $F(\eta) = 0$). На фиг. 2 приведен график зависимости $F(\eta)$ от η^2 .

Для перехода от амплитуды звукового потенциала к амплитуде смещения стационарной преломленной волны надо выражение (1) разделить на скорость V_1 в верхней среде

$$A = \frac{p}{mV_1 R \left(\frac{k_0 R}{2}\right)^{1/4} \left(\sin \chi_0 \cos \chi \cos^3 \frac{\chi_0 - \chi}{2}\right)^{1/2}} \cdot \frac{F(\eta)}{\eta^{3/2}}. \quad (1')$$



Фиг. 2. График зависимости $F(\eta)$ от η^2 .

Горизонтальная граница раздела. Заменяя в формуле (1') углы χ и χ_0 и величину R через x и H при горизонтальной преломляющей границе, получим

$$A = \frac{pT}{\pi m (1 - p^2) x^2} \cdot \frac{F(\eta)}{\left(1 - \frac{x_H}{x}\right)^{3/2}}, \quad (2)$$

где T — период колебаний; x_H — абсцисса начальной точки преломленной волны $x_H = 2H \frac{p}{\sqrt{1 - p^2}}$.

При $F(\eta) = 1$ получаем асимптотическую формулу, которая может быть записана в виде:

$$A = \frac{pT}{\pi m (1 - p^2) x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x}\right)^{3/2}} \quad (3)$$

или

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x}\right)^{3/2}},$$

где через K обозначены все члены, не зависящие от x .

Для амплитуды преломленной волны в начальной точке¹ ($\chi = \chi_0$) отношение $\frac{F(\eta)}{\eta^{3/2}} = 2$ [5] и формула (1') принимает вид:

$$A_H = \frac{\sqrt{p} (1 - p^2)^{3/4}}{mHV_1 (k_0 H)^{1/4}}. \quad (4)$$

¹ Выражение для амплитуды преломленной волны в начальной точке имеет в большой мере формальный смысл, т. к. в этой области расстояний преломленная волна интерферирует с отраженной волной, и разделение этих волн невозможно.

Для перехода к амплитудам вертикальной и горизонтальной компонент при горизонтальной преломляющей границе надо величину A умножить на $\sqrt{1-p^2}$ для вертикальной и на p для горизонтальной компонент.

Наклонная граница раздела. Формула для амплитуды преломленной волны при наклонной границе раздела может быть получена из формулы (1') заменой R , χ и χ_0 через R , x и φ

$$A = \frac{pT}{\pi m (1-p^2) \left[1 \pm \frac{p}{\sqrt{1-p^2}} \operatorname{tg} \varphi \right]^{3/2} \cos^2 \varphi} \cdot \frac{F(\eta)}{x^2 \left(1 - \frac{x_{\Pi}}{x} \right)^{3/2}}, \quad (5)$$

где знак плюс соответствует движению по подъему границы раздела, а минус — движению по спуску.

В начальной точке амплитуда A_{Π} равна

$$A_{\Pi} = \frac{\sqrt{p} [\sqrt{1-p^2} \cos \varphi + p \sin \varphi]^{3/2}}{m H V_1 (k_0 H)^{1/4} \sqrt{1-p^2}}. \quad (6)$$

б) Формулы Н. В. Зволинского и Л. П. Зайцева для жидких сред и точечного источника типа центра расширения

В работе [7] рассмотрена осесимметричная задача об амплитудах преломленных волн в случае двух упругих жидкостей при точечном источнике типа центра расширения. Интенсивность источника возрастает по линейному закону. При выводе формулы окрестность начальной точки исключалась из рассмотрения.

Формулы для амплитуды смещения вблизи фронта головной волны на поверхности, параллельной преломляющей границе, в работе [7] записаны в следующем виде¹:

$$qz^* = \frac{4(1-\gamma_1^2)}{V\gamma_1} \cdot \frac{T-T_2}{\sqrt{R(R\gamma_1 - Z\sqrt{1-\gamma_1^2})^{3/2}}},$$

$$wz^* = 4\sqrt{\gamma_1}\sqrt{1-\gamma_1^2} \cdot \frac{T-T_2}{\sqrt{R(R\gamma_1 - Z\sqrt{1-\gamma_1^2})^{3/2}}}, \quad (7)$$

где q и w — горизонтальная и вертикальная компоненты смещения; $\gamma_1 = \sqrt{1-\gamma^2}$; $\gamma = \frac{a_1}{a_2}$; a_1 и a_2 — скорости продольных волн выше и ниже преломляющей границы; $R = \frac{r}{z^*}$; z^* — расстояние источника возмущения от границы раздела; r — расстояние по горизонтали от источника до приемника; $T = \frac{a_1 t}{z^*}$; t — время, прошедшее от момента начала

¹ В работе [7] при написании формул (7) допущены опечатки. Вместо произведений qz^* и wz^* в левой части формул напечатано просто q и w и вместо показателя степени в знаменателе, равного $3/2$, напечатано $3/4$, последняя опечатка указана в работе [18].

действия источника; $T_2 = \frac{a_1 t_2}{z^*}$; t_2 — время вступления головной волны; $\bar{Z} = \frac{\bar{z}}{z^*}$; \bar{z} — расстояние от точки зеркального изображения источника до поверхности наблюдений.

Плотности в обеих средах приняты одинаковыми.

Преобразуем формулы (7), введя принятые в настоящей работе обозначения. Обозначим $p = \frac{a_1}{a_2}$; $z^* = H$, где H — глубина границы раздела (полагаем, что источник и приемник расположены на одной линии, параллельной границе раздела). При этом $\bar{z} = 2H$; $R = \frac{x}{H}$; где x — горизонтальная координата; $T = \frac{a_1 t}{H}$. Разность $t - t_2$ обозначим через Δt .

В результате замены получим

$$\begin{aligned} q &= \frac{4p^2}{1-p^2} \cdot \frac{a_1 \Delta t}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x}\right)^{3/2}}, \\ w &= \frac{4p}{(1-p^2)^{1/2}} \cdot \frac{a_1 \Delta t}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x}\right)^{3/2}}, \end{aligned} \quad (8)$$

где $x_H = 2H \frac{p}{\sqrt{1-p^2}}$ — абсцисса начальной точки преломленной волны. Из формул (8) находим амплитуду полного вектора смещения:

$$A = \frac{4p}{(1-p^2)} \cdot \frac{a_1 \Delta t}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x}\right)^{3/2}}. \quad (9)$$

Формулы, приведенные в работе [7], справедливы и при наклонной границе раздела. Характер зависимости от угла падения получается таким же, как рассмотрено в п. а) этого параграфа.

в) Формулы Н. В. Зволлинского для упругих сред и импульсных источников

В [4] рассмотрен случай двух упругих полупространств (a_1, b_1, ρ_1 и a_2, b_2, ρ_2). Источник и приемник расположены в первой среде. Источник: импульсный точечный типа центра расширения. Формулы получены для области, близкой к фронту головной волны и находящейся вдали от фронта отраженной волны (т. е. исключается окрестность начальной точки).

Для источника, зависящего от времени произвольно, но действующего в течение достаточно малого промежутка времени, формулы для амплитуды смещения преломленной волны имеют вид

$$\begin{aligned} q &= - \frac{A_{10}^* \sin^2 \beta_{11} \sqrt{\cos \beta_{11}}}{\sqrt{r} l^{3/2}} f(\Delta n), \\ w &= - A_{10}^* \frac{\sin \beta_{11} \cos^{3/2} \beta_{11}}{\sqrt{r} l^{3/2}} f(\Delta n), \end{aligned} \quad (10)$$

где β_{11} — предельный угол; A_{10}^* — величина, не зависящая от x , названная автором коэффициентом преломленной волны; $f(\Delta n)$ — функция

в источнике; Δn — расстояние по нормали вглубь фронта преломленной волны; r — расстояние по горизонтали от источника до приемника; l — расстояние вдоль фронта волны от предельного луча, $l = (r - r_n) \cos \beta_{11}$; r_n — абсцисса начальной точки.

Коэффициент A_{10}^* зависит от соотношений скоростей и плотностей

$$A_{10}^* = \frac{2\rho\chi_1' \left[\lambda_1' \left(1 + 2m \frac{a_1^2}{a_2^2} \right) + \lambda_2' \left(\rho - 2m \frac{a_1}{a_2} \right) \right]^2}{\left[\frac{a_1^2}{a_2^2} \left(1 + 2m \frac{a_1^2}{a_2^2} - \rho \right)^2 + \rho\chi_1'\lambda_2' + \chi_1'\lambda_1' \left(1 + 2m \frac{a_1^2}{a_2^2} \right)^2 \right]^2}, \quad (11)$$

где

$$\rho = \frac{\rho_1}{\rho_2}; \quad m = \rho \left(\frac{b_1}{a_1} \right)^2 - \left(\frac{b_2}{a_1} \right)^2; \quad \chi_1' = \sqrt{1 - \left(\frac{a_1}{a_2} \right)^2};$$

$$\lambda_1' = \sqrt{\left(\frac{a_1}{b_1} \right)^2 - \left(\frac{a_1}{a_2} \right)^2}; \quad \lambda_2' = \sqrt{\left(\frac{a_1}{b_2} \right)^2 - \left(\frac{a_1}{a_2} \right)^2}.$$

Из формулы видно, что «форма» головной волны определяется самой функцией источника $f(\Delta n)$, в то время как «форма» отраженной и падающей волн определяется производной от этой функции [3].

Вводя принятые в настоящей работе обозначения, получим следующие выражения для q и w

$$q = -A_{10}^* \frac{p^2}{\sqrt{1-p^2}} \cdot \frac{f(\Delta n)}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x} \right)^{3/2}}, \quad (12)$$

$$w = -A_{10}^* p \frac{f(\Delta n)}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x} \right)^{3/2}}.$$

Для полного вектора смещения получим

$$A = -A_{10}^* \frac{p}{\sqrt{1-p^2}} \cdot \frac{f(\Delta n)}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x} \right)^{3/2}}. \quad (13)$$

г) Формулы Г. И. Петрашеня и других авторов для упругих сред при импульсных источниках

Выражения для амплитуды смещения преломленной волны для случая идеально упругих сред и импульсных источников [1, 2] имеют весьма сложный вид, что делает невозможным анализ формул в общем виде. Поэтому мы ограничимся рассмотрением только отдельных вопросов.

В асимптотических формулах зависимость амплитуды от расстояния при горизонтальных границе раздела и поверхности наблюдений выражается формулой вида

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x} \right)^{3/2}}, \quad (14)$$

где K включает в себя все члены, не зависящие от x .

В работе [2] (стр. 97, 98) приведена формула для оценки расстояний, начиная с которых справедлива асимптотическая формула вида (14). Для случая одной горизонтальной границы раздела и частотного прибора и при допущении, что ошибка в амплитудах не превышает 6%, формула эта имеет весьма простой вид. При использовании принятых в настоящей работе обозначений формула может быть записана в следующем виде:

$$\left[(1 - p^2)^2 \cdot \sqrt{\frac{a_1}{b_1} \cdot \frac{H}{\lambda} \frac{x - x_n}{2H}} \right] \geq 2, \quad (15)$$

где λ — длина волны, на которую настроен частотный прибор.

§ 2. СРАВНЕНИЕ ФОРМУЛ ДЛЯ АМПЛИТУД ПРЕЛОМЛЕННЫХ ВОЛН

Рассмотрим следующую задачу. Сопоставим выражения для амплитуд преломленных волн, полученные для разных сред (жидких, твердых), и разных типов источников (гармонических, импульсных). Такое сопоставление проведем с целью выяснения вопроса о том, в какой мере формулы для акустического случая и гармонических источников дают представление о поведении амплитуд в случае упругих сред. Это важно потому, что формулы для жидких сред и гармонических источников гораздо проще, чем для упругих сред и импульсных источников. Эти формулы позволяют провести общий анализ выражений для амплитуд, что несравненно труднее сделать по формулам для упругих сред.

а) Сравнение формул для жидких сред при гармонических и импульсных источниках

В работах Л. М. Бреховских [5], Н. В. Зволинского и Л. П. Зайцева [7] рассматриваются упругие жидкости. В работе [5] — источник гармонического типа; в работе [7] — линейный источник импульсного типа. Формулы Л. М. Бреховских [5] справедливы для любых удалений от источника; в формулах Н. В. Зволинского и Л. П. Зайцева исключается область, близкая к начальной точке.

Сравним друг с другом асимптотические формулы: формулу (3), полученную из формулы, приведенной в работе [5], при $F(\eta) = 1$ и формулу (9), полученную путем замены переменных в формулах, приведенных в работе [7]. Для удобства сравнения перепишем эти формулы, снабдив обозначения амплитуды индексом A_n и A_r , соответственно типу источника (импульсный и гармонический)

$$A_r = \frac{pT}{\pi m (1 - p^2)} \cdot \frac{1}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x} \right)^{3/2}}, \quad (3)$$

$$A_n = \frac{4p}{(1 - p^2)} \cdot \frac{a_1 \Delta t}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x} \right)^{3/2}}. \quad (4)$$

Формула (13) для твердых сред и произвольного вида импульсного источника приводится к формуле для жидких сред, если положить скорость поперечных волн $b = 0$. При этом

$$A_{10}^* = \frac{2}{m \sqrt{1-p^2}} \quad (16)$$

и

$$A = \frac{2p}{m(1-p^2)} \cdot \frac{f(\Delta n)}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2}}.$$

Сравнение трех формул (для гармонического, импульсного линейного и произвольного импульсного источников) показывает их сходство. Везде одинакова зависимость от расстояния x и соотношения скоростей $p = \frac{a_1}{a_2}$. В формулах (3) и (16) одинакова зависимость от соотношения плотностей. При выводе (9) принято, что плотности одинаковы, $m = 1$.

Формулы различаются следующими множителями:

$$\text{ф-ла (3)} - \frac{T}{\pi}.$$

$$\text{ф-ла (9)} - 2a_1 \Delta t.$$

$$\text{ф-ла (16)} - f(\Delta n).$$

Различие в этих членах определяется различием типов источников.

Таким образом асимптотические формулы для амплитуды преломленной волны в жидких средах при разных типах источников имеют весьма сходный вид. Различие в типах источников не изменяет характера зависимости от расстояния, от соотношения скоростей и плотностей.

б) Сравнение формул для упругих и жидких сред

Зависимость A от расстояния

Из самого вида формул следует, что в асимптотических формулах (3, 9, 13, 14) для разных сред (жидких и твердых) и разных источников (гармонических и импульсных) зависимость амплитуды от расстояния совершенно одинакова и имеет вид

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2}},$$

где K не зависит от x . Выясним, начиная с каких расстояний справедливы асимптотические формулы.

Формула (3) для жидких сред и гармонического источника. Для определения расстояний x , начиная с которых справедлива формула (3)

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2}},$$

надо определить расстояния x , при которых функция $F(\eta)$ в формуле (2) становится практически равной 1. График $F(\eta) = f(\eta^2)$ (фиг. 2) показывает, что при $\eta \geq 2$ $F(\eta)$ отличается от 1 не более, чем на 7% (при $\eta = 2$, $F(\eta) = 0,93$).

Если ограничиться требованием, чтобы $F(\eta)$ отличалось от 1 не более, чем на 7%, то поставленная задача сводится к определению расстояний x , при которых η становится равной или большей 2.

Заменяя в выражении для η величины R , χ и χ_0 через x , H и p , после преобразований получим следующее условие, при котором $\eta \geq 2$,

$$\left[\sqrt{\left(\frac{x}{2H}\right)^2 + 1} - \frac{x}{2H} p - \sqrt{1-p^2} \right] \geq \frac{1}{\pi} \frac{H}{\lambda}. \quad (17)$$

На фиг. 3 приведены кривые зависимости η' от $\frac{x}{2H}$ при параметре p . Через η' обозначена левая часть выражения (17)

$$\eta' = \left[\sqrt{\left(\frac{x}{2H}\right)^2 + 1} - \frac{x}{2H} p - \sqrt{1-p^2} \right].$$

Отрезки кривых $\eta' = f\left(\frac{x}{2H}\right)$, расположенные выше точки пересечения с определенной горизонтальной линией (для заданного H/λ), соответствуют области значений

$\frac{x}{2H}$, где справедлива асимптотическая формула (3).

Отрезки кривых, расположенные ниже точки пересечения с горизонтальной линией, соответствуют области значений $\frac{x}{2H}$, где не-

обходимо использовать точные формулы вида (1 или (2). По данным фиг. 3)

на фиг. 4 в системе координат $p = \frac{V_1}{V_2}$, $\frac{x}{2H}$ для

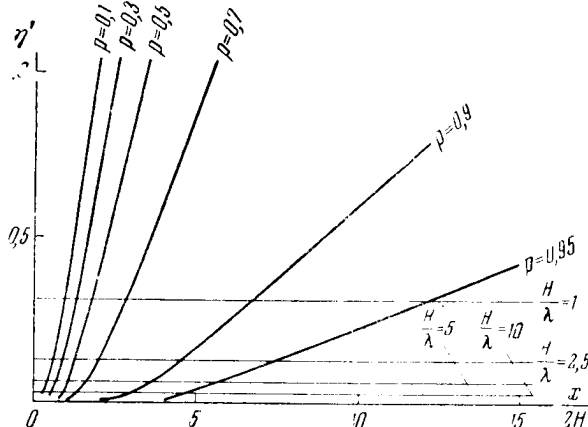
фиксированных значений

H/λ нанесены кривые (сплошные линии), разграничивающие области

действия точных и асимптотических формул. Для ориентировки на чертеже проведена линия начальных точек $\left(x_n = 2H \frac{p}{\sqrt{1-p^2}}\right)$. В обла-

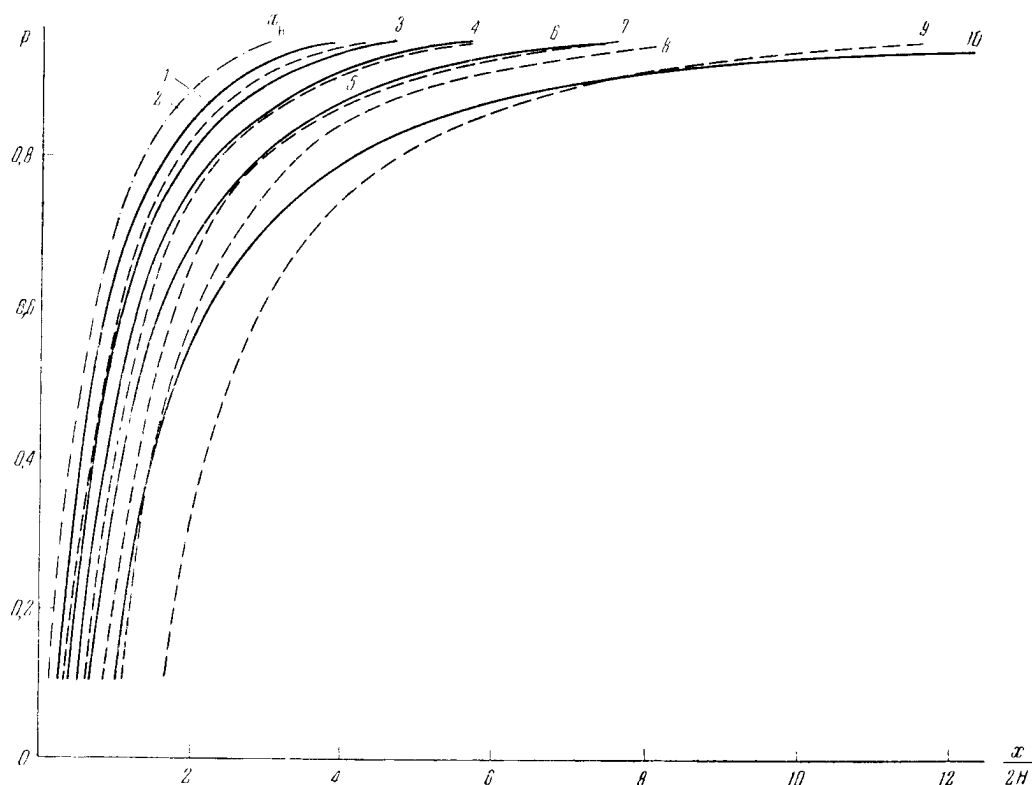
сти, расположенной слева от кривой $H/\lambda = \text{const}$ до линии начальных точек, действует точная формула (1) или (2); в области, расположенной

справа от кривой $H/\lambda = \text{const}$, справедлива асимптотическая формула (3).



Фиг. 3. График зависимости η' от $x/2H$ для определения расстояния, начиная с которого справедлива формула (3).

Рассмотрение этих кривых показывает, что асимптотическая формула вида (3) начинает действовать при тем меньших расстояниях от источника, чем меньше p (резче скоростная дифференциация) и чем больше H/λ .



Фиг. 4. К определению расстояний, начиная с которых справедливы асимптотические формулы для жидких и упругих сред.

Штриховые линии — для упругих сред; сплошные линии — для жидких сред; параметр в кривых H/λ : 1 — 50; 2 — 50; 3 — 10; 4 — 5; 5 — 10; 6 — 2,5; 7 — 5; 8 — 2,5; 9 — 1; 10 — 1.
Штрих-пунктирная линия — линия начальных точек

Формула (14) для твердых сред и импульсных источников. Расстояния, начиная с которых справедлива асимптотическая формула вида (14), определяются неравенством (15).

Принимая в формуле (15) знак равенства и полагая отношение a_1/b_1 скоростей продольных и поперечных волн равным 1,73, по формуле (15) можно определить расстояния x , начиная с которых поведение амплитуд преломленных волн (с заданной точностью) подчиняется асимптотической формуле (14). Результаты расчета нанесены на фиг. 4 (штриховые линии).

Сравнение графиков фиг. 4 для жидких и упругих сред показывает, что общий ход кривых для жидких и упругих сред, соответствующих раз-

ным H/λ , очень похож. По графикам для твердых сред, расстояния $x/2H$, начиная с которых можно пользоваться асимптотическими формулами, получаются несколько большими (в 1,2—1,4 раза), чем для жидких сред. В табл. 1 приведены некоторые цифры, снятые с фиг. 4.

Таблица 1

p	$\frac{H}{\lambda}$	$x/2H$	
		твердые среды	жидкие среды
0,3	10	0,8	0,55
	2,5	1,3	0,9
0,5	10	1,15	0,9
	2,5	1,75	1,25
0,9	10	3,7	3,1
	2,5	5,4	4,5

Зависимость A от соотношения плотностей

В формуле (3) для жидких сред амплитуда преломленной волны пропорциональна отношению плотностей ρ_1/ρ_2 . Плотность ρ_2 в преломляющей среде обычно больше плотности ρ_1 в покрывающей среде и чем больше отличается ρ_2 от ρ_1 , тем меньше амплитуда преломленной волны в жидких средах. Среда со слабой скоростной дифференциацией обычно характеризуется и слабой дифференциацией по плотностям, т. е. для них можно полагать $m \approx 1$. Среда с резкой скоростной дифференциацией обычно имеет более резкие различия в плотностях. Следовательно, за счет различий в плотностях в жидких средах амплитуда преломленной волны должна быть больше в случае сред с малой скоростной дифференциацией.

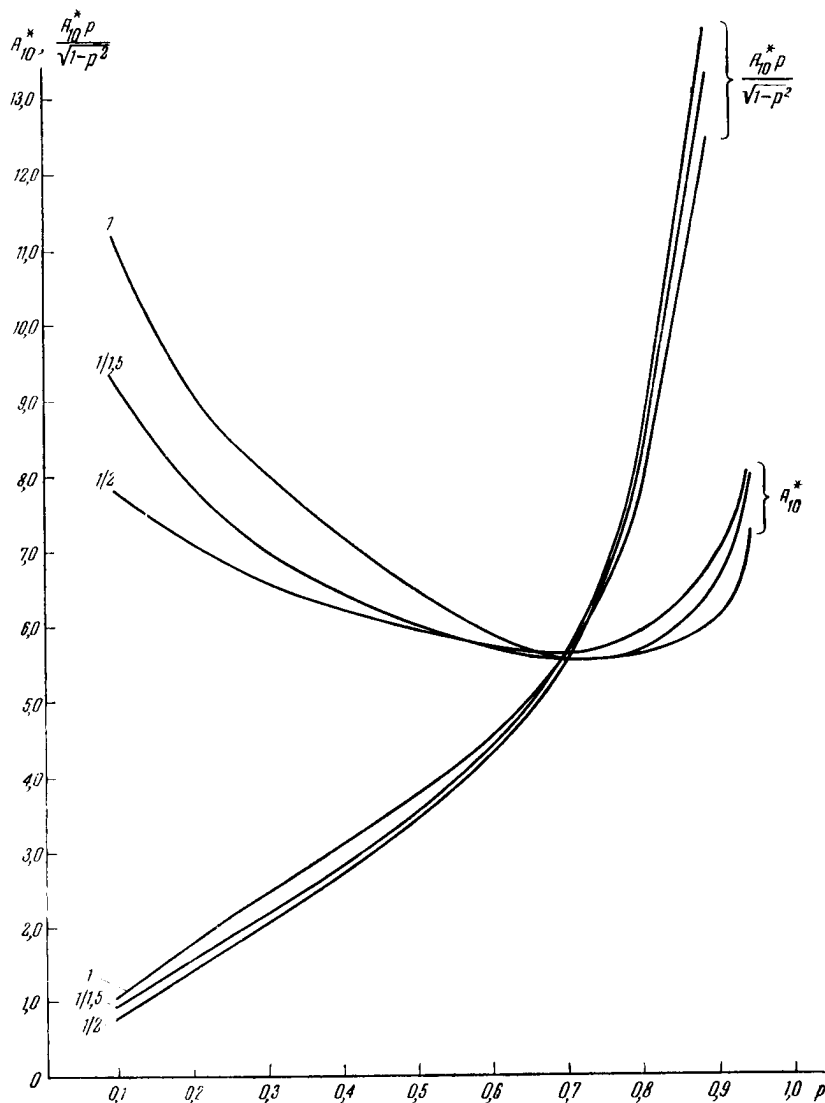
В формуле (13) для упругих сред зависимость амплитуды преломленной волны от соотношения плотностей сложная, она определяется видом выражения (11) для коэффициента A_{10}^* . На фиг. 5 приведена зависимость $A_{10}^* = f(p)$ при параметре $m = \rho_2/\rho_1$. Как видно из графика, при $p < 0,55$ A_{10}^* тем меньше, чем больше m . При p , заключенном в интервале значений 0,55—0,8, A мало зависит от p . При $p > 0,8$ A_{10}^* тем меньше, чем меньше p , т. е. зависимость, обратная той, которая имеет место при малых p .

Таким образом, зависимость от соотношения плотностей разная для жидких и упругих сред. В целом, в упругих средах амплитуда меньше зависит от соотношения плотностей, чем в жидких средах.

Зависимость A от отношения скоростей продольных волн

Будем рассматривать зависимость амплитуды преломленной волны от отношения скоростей в области действия асимптотической формулы (3) для жидких сред и формулы (13) для упругих сред.

Зависимость A от p можно искать в разных точках наблюдений. Можно полагать $x = \text{const}$, т. е. определять зависимость $A = A(p)$ в фиксированной точке профиля. Можно искать зависимость $A = A(p)$ в разных точках

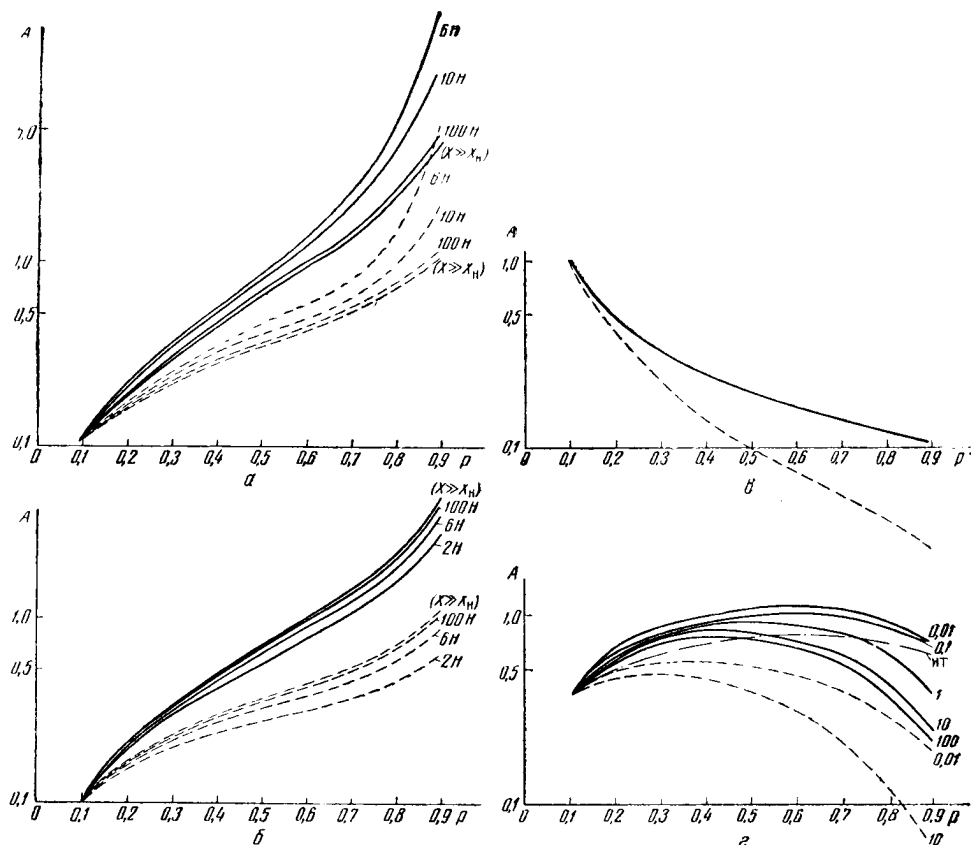


Фиг. 5. Графики зависимости коэффициента преломления A_{10}^* из формулы

Н. В. Зволлинского и $\frac{A_0^* p}{\sqrt{1-p^2}}$ от $p = a_1 / a_2$; параметр кривых $m = \frac{p_2}{p_1}$.

профиля, например, в точках, равноотстоящих от x_n ($x - x_n = \text{const}$), в точках, отстоящих от начальных точек на расстоянии, кратном x_n ($\frac{x}{x_n} = \text{const}$), и т. д. Ниже рассмотрены эти случаи.

а) $x = \text{const}$. При $x \gg x_n$ в случае жидких сред амплитуда преломленной волны, согласно формуле (3), пропорциональна $\frac{p}{1-p^2}$. При том же условии в случае твердых сред амплитуда преломленной волны, согласно формуле (13), пропорциональна $A_{10}^* \frac{p}{\sqrt{1-p^2}}$. На фиг. 6 а нанесены кривые



Фиг. 6. Графики зависимости амплитуды преломленной волны от отношения скоростей продольных волн ($p = a_1/a_2$) для жидких (сплошные линии) и упругих (штриховые линии) сред: а — $x = \text{const}$; б — $x - x_n = \text{const}$; в — $\frac{x}{x_n} = \text{const}$; г — $\Delta t = t_{\text{отр}} - t_{\text{пр}} = \text{const}$.

Все графики характеризуют только относительные изменения амплитуды в функции p . Кривые совмещены в точке $p = 0,1$.

зависимости A от p для жидких и твердых сред при $x \gg x_n$ (x равно $6H$, $10H$, $100H$). Кривые построены с точностью до постоянного множителя, не зависящего от p .

Как видно из фиг. 6 а, и в жидких, и в твердых средах амплитуда увеличивается с ростом p , причем в случае жидких сред увеличение более резкое, чем в случае твердых сред. Различие в величинах относительных изменений амплитуд существенно. Так для жидких сред при

изменении p от 0,1 до 0,9 A увеличивается в 47 раз, а для твердых сред примерно в 12 раз.

Когда условие $x \gg x_n$ не соблюдается, но справедливы асимптотические формулы вида (3) для жидких сред и вида (13) для твердых сред, зависимость A от p будет сложнее за счет наличия в формулах члена с x_n ($x_n = 2H \frac{p}{\sqrt{1-p^2}}$). Член с x_n одинаков в формулах для твердых и жидких сред, поэтому его относительное влияние на величину амплитуды также будет одинаково.

Положим, что $x = c$. Тогда множитель, зависящий от p , в выражениях для амплитуд в жидкой и упругой среде будет иметь вид

$$A_{ж} \approx \frac{p}{(1-p^2) \left(\frac{c}{2H} - \frac{p}{\sqrt{1-p^2}} \right)^{3/2}}, \quad (18)$$

$$A_y \approx \frac{A_{10}^* p}{\sqrt{1-p^2} \left(\frac{c}{2H} - \frac{p}{\sqrt{1-p^2}} \right)^{3/2}}. \quad (19)$$

Из фиг. 6, а видно, что для разных сред увеличение A с ростом p тем резче, чем меньше x .

б) $x - x_n = \text{const}$. Амплитуды преломленных волн в случае жидких и упругих сред будут пропорциональны следующим выражениям

$$A_{ж} \sim \frac{p}{(1-p^2) \left(\frac{p}{\sqrt{1-p^2}} + \frac{c}{2H} \right)^{1/2}}, \quad (20)$$

$$A_y \sim \frac{A_{10}^* p}{\sqrt{1-p^2} \left(\frac{p}{\sqrt{1-p^2}} + \frac{c}{2H} \right)^{1/2}}. \quad (21)$$

На фиг. 6б приведены кривые зависимости A от p при параметре $x - x_n$ ($x - x_n$ равно $2H$, $6H$ и $100H$). Как видно из фиг. 6б и в случае жидких сред, и в случае упругих сред амплитуда увеличивается с ростом p , причем увеличение тем резче, чем меньше $x - x_n$. При одном и том же значении $x - x_n$ увеличение A с ростом p в случае упругих сред менее резко, чем в случае жидких сред.

в) $x/x_n = \text{const}$. Амплитуда преломленной волны с точностью до множителя, не зависящего от p , в случае жидких сред обратно пропорциональна p

$$A \sim \frac{1}{p}, \quad (22)$$

а в случае упругих сред

$$A \sim \frac{A_{10}^* \sqrt{1-p^2}}{p}. \quad (23)$$

На фиг. 6а приведены кривые $A = A(p)$. При разных типах сред амплитуда уменьшается с ростом p , причем в случае упругих сред уменьшение более резкое, чем в случае жидких сред.

2) $\Delta t = \text{const}$. Попытаемся выбрать такие точки, в которых условия формирования преломленной волны одинаковы или примерно одинаковы при разных p . Ясно, что такими точками являются начальные точки. При других расстояниях в области действия асимптотических формул, выбор таких точек труднее. Нам представляется, что однотипные условия для преломленных волн при разных p могут быть сформулированы по соотношению годографов отраженных и преломленных волн (одинаковые разности времен прихода отраженной и преломленной волн).

Рассмотрим зависимость A от p в таких точках линии наблюдений, в которых одинакова разность времен прихода $\Delta t = t_{\text{отр}} - t_{\text{пр}}$ отраженной и преломленной волн. Это могут быть, например, точки, в которых преломленная волна выходит из зоны интерференции с отраженной волной.

Выражение для отношения x/x_n в точках, где $\Delta t = \text{const}$, имеет следующий вид

$$\frac{x}{x_n} = \left(\frac{c}{\sqrt{1-p^2}} + 1 \right) + \frac{c}{p\sqrt{1-p^2}} \sqrt{1 + \frac{2}{c} \sqrt{1-p^2}}, \quad (24)$$

где $c = \frac{\Delta t V}{2H}$.

Для значений x , определенных по формуле (24) при разных значениях p и c , рассчитаны амплитуды преломленных волн по асимптотической формуле (3) для жидких сред и по асимптотической формуле (13) для упругих сред.

Результаты расчетов нанесены на фиг. 6б. Как видно из фиг. 6б, отмечается максимум амплитуд. В сторону малых и больших p амплитуда убывает (при $p \rightarrow 0$ и при $p \rightarrow 1$ амплитуда $A \rightarrow 0$). Положение максимума смещается в сторону меньших p при увеличении c . Для жидких сред при $c = 0,01$ $x_{\text{макс}} \approx 0,6$, а при $c = 10$, $x_{\text{макс}} \approx 0,4$. Для твердых сред максимум сдвинут в сторону меньших p ($p \approx 0,3$), и смещение максимума с увеличением p меньше, чем для жидких сред.

Характер изменения амплитуды в функции p для точек, в которых постоянна величина $\Delta t = t_{\text{отр}} - t_{\text{пр}}$, в жидких средах аналогичен характеру изменения амплитуды в функции p в начальных точках. На фиг. 6а нанесена кривая для начальных точек (нт) из работы [10]. Максимум на кривой $A = A(p)$ для начальных точек отмечается при $p = 0,642$. В начальной точке $\Delta t = 0$, а следовательно и $c = 0$. Как видно из чертежа, при переходе от кривой для начальных точек к кривым, рассчитанным по асимптотическим формулам, отмечается закономерное смещение абсциссы максимума.

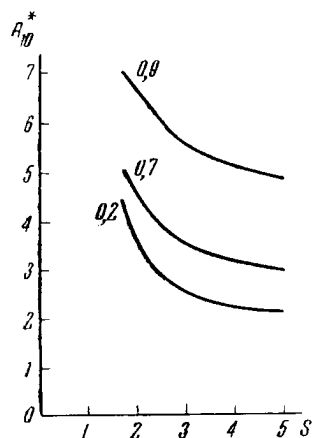
Для упругих сред пока не удается сопоставить кривые $A = A(p)$, посчитанные по асимптотическим формулам, с кривой $A = A(p)$ для начальных точек.

Нам представляется, что рассмотрение зависимости $A = A(p)$ в точках, в которых $\Delta t = t_{\text{отр}} - t_{\text{пр}}$ равно постоянной величине, имеет наибольший физический смысл из всех вышеприведенных вариантов выбора значений x . Полученные результаты физически правдоподобны: амплитуда уменьшается, стремясь к нулю при $p \rightarrow 0$ и при $p \rightarrow 1$, и имеет максимум в промежуточной области значений p .

Отметим, что такой же характер кривых зависимости A от p получается, если снимать с графика фиг. 4 величины x , соответствующие

минимальным расстояниям, при которых справедлива асимптотическая формула вида (3) или (13).

Сопоставление результатов расчетов зависимости $A = A(p)$ показывает, что зависимость A от p в разных точках ($x = \text{const}$; $x - x_n = \text{const}$; $\frac{x}{x_n} = \text{const}$ и $\Delta t = \text{const}$) имеет однотипный характер в случае жидких и упругих сред.



Фиг. 7. Графики зависимости коэффициента преломления A_{10}^* из формулы Н. В. Зволинского от $s = \frac{a}{b}$; параметр кривых p .

Зависимость A от соотношения скоростей продольных и поперечных волн

Для твердых сред амплитуда зависит от соотношения скоростей продольных и поперечных волн. Эта зависимость определяется выражением (11) для A_{10}^* . На фиг. 7 приведены графики зависимости A_{10}^* от $s = a/b$ при параметре p . При этом положено, что $\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2} = \frac{a}{b}$.

Величина A_{10}^* уменьшается с ростом s , причем уменьшение особенно резкое в интервале значений s от 1,73 до 3,0.

Зависимость амплитуды преломленной волны от глубины преломляющей границы

В случае жидких сред амплитуда преломленной волны в начальной точке обратно пропорциональна глубине H в степени $5/4$. При фиксированном расстоянии x ($x > x_n$) амплитуда преломленной волны при тех же самых значениях x , p и H/λ тем больше, чем больше H .

На фиг. 8 приведены графики изменения амплитуды в функции x при $\lambda = 100$ м; $p = 0,5$ и при разных H . Из приведенных графиков видно, что амплитуда в начальной точке больше при малых H , чем при больших. Изменения с расстоянием более резки при больших H . При увеличении x кривые $A = A(x)$ при разных H и при $p = \text{const}$ приближаются друг к другу.

В области действия асимптотических формул (3) для жидких сред и (13) для упругих сред зависимость амплитуды преломленной волны от глубины выражается одинаково (H входит только в x_H)

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{H}{x} \frac{p}{\sqrt{1-p^2}} \right)^{3/2}}.$$

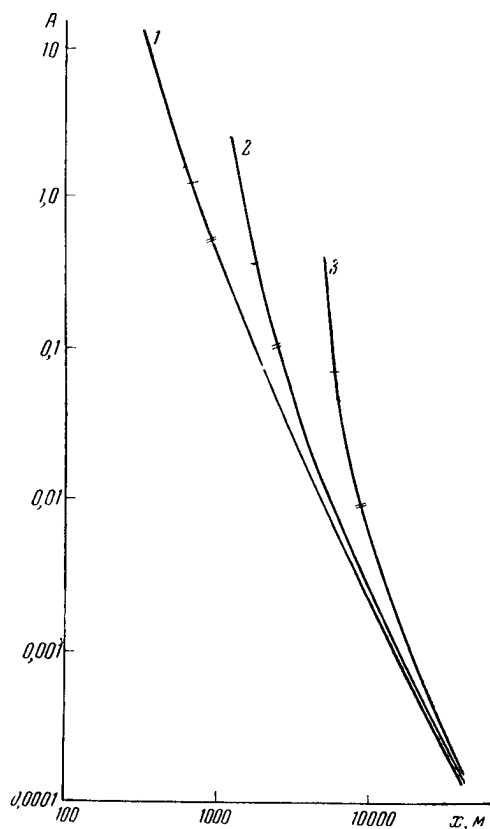
При расстояниях, больших, чем x , отмеченные на фиг. 8 поперечными штрихами, относительные изменения амплитуд для твердых и жидких сред при разных H одинаковы.

На фиг. 9 приведены кривые, характеризующие зависимость A от H в области действия асимптотических формул. При $x = \text{const}$ (фиг. 9а) A тем больше, чем больше H . Скорость изменения A в функции H тем больше, чем больше p .

При $(x - x_H) = \text{const}$ (фиг. 9б) A тем больше, чем меньше H ; скорость изменения A в функции H больше при больших p .

Суммируя результаты рассмотрения приведенных выше формул, можно заключить, что формулы для амплитуд преломленных волн для упругих и для жидких сред при разных типах источников имеют некоторые общие черты.

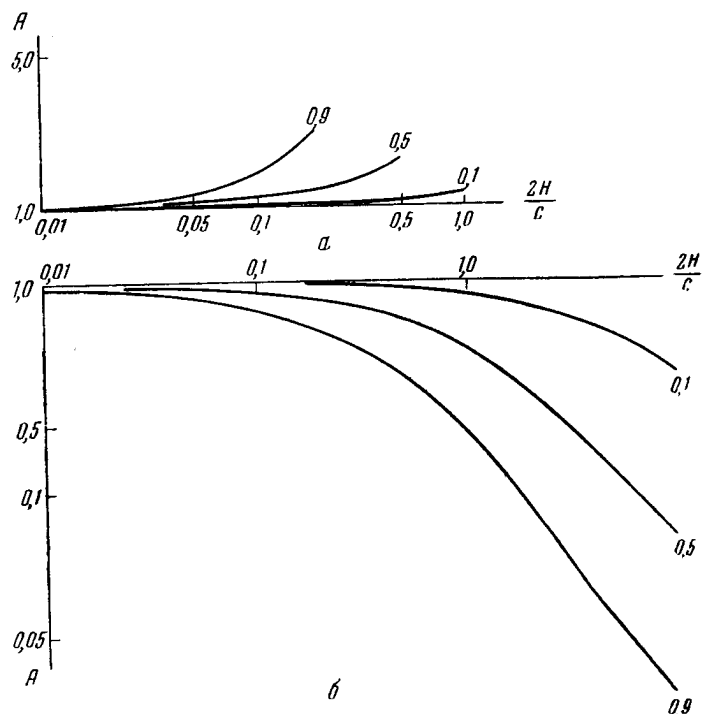
Сравнение асимптотических формул (3, 9, 13 и 14) показывает, что характер зависимости амплитуды от расстояния и глубины преломляющей границы в асимптотических формулах для твердых сред и импульсных источников совершенно такой же, как для жидких сред и гармонических источников. В асимптотических формулах для жидких сред при гармоническом и импульсных источниках одинаков вид зависимости от расстояния, соотношения скоростей и плотностей. Характер зависимости амплитуды от соотношения скоростей для твердых и жидких сред в области действия асимптотических формул качественно одинаков.



Фиг. 8. Графики зависимости A от x при разных H (1 — $H = 250$ м; 2 — $H = 1000$ м; 3 — $H = 4000$ м).

Поперечными штрихами отмечено начало области действия асимптотических формул для жидких (одна черточка) и упругих (две черточки) сред.

Влияние отношения плотностей на амплитуду преломленной волны различно в случае твердых и жидких сред. Однако в реальных средах, особенно в средах со слабой скоростной дифференциацией, различие в плотностях невелико и оно не должно заметно влиять на амплитуду. Относительные же изменения амплитуды в функции расстояния вообще не зависят от отношения плотностей, т. к. последние входят только в не зависящий от расстояния множитель.



Фиг. 9. Графики зависимости A от $\frac{2H}{c}$ а — $x=c$; б — $x=x_H=c$; параметр кривых — p .

В случае твердых сред амплитуда зависит от соотношения скоростей (s) продольных и поперечных волн в средах по обе стороны от границы раздела. Однако при изучении поведения амплитуд какой-либо одной волны величина s сохраняется постоянной и не должна влиять на относительные изменения амплитуды. При сопоставлении амплитуд разных волн друг с другом, вообще говоря, учет значений s необходим. Но если величины s в двух средах близки и сохраняются постоянными на всем участке наблюдений, то отношения амплитуд двух волн мало зависят от s . Все это дает основание в качестве первого приближения при анализе амплитуд преломленных волн в реальных средах пытаться использовать формулы для жидких сред и гармонических источников. Это совсем не означает, что решение задачи для жидких сред и

гармонических источников заменяет решение задачи для упругих сред и импульсных источников. Однако, мы полагаем, что некоторые закономерности, установленные при решении задачи для жидких сред, в качественном отношении справедливы и для упругих сред.

По-видимому, формулы для жидких сред и гармонических источников дают качественно такую же картину относительных изменений амплитуды с расстоянием при разных удалениях от начальной точки как и в случаях твердых сред, что же касается сопоставления амплитуд волн, соответствующих разным границам раздела, то, вероятно, здесь расчеты для жидких сред могут в ряде случаев дать результаты, качественно аналогичные случаю твердых сред, в других же (например, зависимость от соотношения плотностей и др.) результаты расчетов для жидких и твердых сред могут быть существенно различными.

Ниже приведены некоторые результаты анализа формул для амплитуд преломленных волн. При этом использованы формулы Л. М. Бреховских [5], выведенные для точечного источника гармонического типа, расположенного в жидкой среде с плоской границей раздела двух полупространств. Выбор формул Л. М. Бреховских объясняется тем, что эти формулы позволяют наиболее просто и в общем виде произвести их анализ при любых удалениях от источника.

§ 3. ОБЛАСТЬ ДЕЙСТВИЯ ФОРМУЛЫ (1) Л. М. БРЕХОВСКИХ ДЛЯ АМПЛИТУДЫ ПРЕЛОМЛЕННОЙ ВОЛНЫ В ЖИДКИХ СРЕДАХ ПРИ ГАРМОНИЧЕСКОМ ИСТОЧНИКЕ

Выясним, при каких параметрах сред, длине волны λ и расстояниях справедлива формула (1).

В работе [5] отмечено, что формула (1) справедлива при соблюдении условия

$$|\sqrt{k_0 R (1 - p^2)}| \gg 1. \quad (25)$$

Отсюда видно, что, чем больше расстояние R (см. фиг. 1), тем при больших $p = \frac{a_1}{a_2}$ может выполняться неравенство (25).

Для оценки значений p , при которых справедливо условие (25) и, следовательно, формула (1), примем минимально возможное для каждой волны значение R , т. е. значение R в начальной точке ($R = R_n$; $x = x_n$). Будем рассматривать среду с горизонтальной границей раздела.

При этом

$$R_n = \frac{2H}{\sqrt{1 - p^2}}.$$

Подставляя это значение R_n в неравенство (25) и заменяя k_0 через $2\pi/\lambda$, получим

$$\left| \sqrt{12,56 \frac{H}{\lambda} \sqrt{1 - p^2}} \right| \gg 1$$

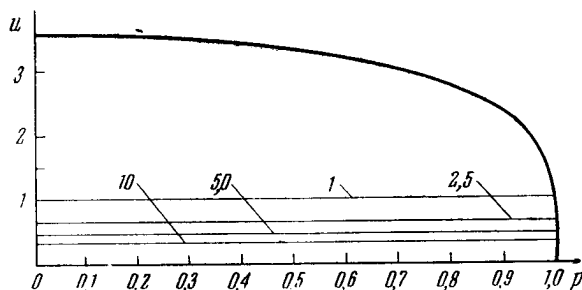
или

$$|\sqrt{12,56 \sqrt{1-p^2}}| \geq \frac{1}{\sqrt{\frac{H}{\lambda}}} \quad (26)$$

Соблюдение неравенства (26) зависит только от величин p и H/λ . Обозначим левую часть неравенства (26) через u

$$u = \sqrt{12,56 \sqrt{1-p^2}}$$

и построим график зависимости u от p . На фиг. 10 приведена такая кривая и проведены горизонтальные линии для правой части неравенства



Фиг. 10. К определению области действия формулы (1)

при разных H/λ . Часть кривой, расположенная сверху от соответствующей горизонтальной линии, соответствует случаю $u > \frac{1}{\sqrt{H/\lambda}}$.

Формула (26) и графики фиг. 10 показывают, что чем больше p и чем меньше H/λ , тем меньше область действия формулы (1). Среды со слабой скоростной дифференциацией и малые отношения H/λ (малые H , большие λ) являются наименее благоприятными в смысле ограниченности области действия формулы (1).

Для условий сейсмической разведки не слишком малых глубин более вероятны значения H/λ , равные и большие 5. При $H/\lambda = 5$ и при $p = 0,5$ u превышает $\frac{1}{\sqrt{H/\lambda}}$ в 7,3 раза, а при $p = 0,95$ в 4,4 раза.

Для количественной оценки области действия формулы (1) надо знать, какую крайнюю цифру принять для левой части неравенства (25), т. е. какую минимальную цифру можно считать гораздо большей единицы. Л. М. Бреховских в своей работе [12] считает, что аналогичные неравенства удовлетворяются, когда слева стоит цифра, равная и большая трех.

Будем считать, что условие (25) соблюдается, когда в формуле (25) слева стоит минимум цифра 5 ($5 \geq 1$). При этом из условия (26) можно определить предельное значение H/λ для каждого значения p , при которых удовлетворяется неравенство. В табл. 2 приведены эти значения (строка H/λ при $x = x_n$).

Отметим, что мы провели расчеты для минимально возможного значения R ($R = R_n$). При увеличении R предельные значения H/λ умень-

Таблица 2

p		0,1	0,3	0,5	0,7	0,9	0,95
H/λ при	$x = x_H$	2,0	2,1	2,3	2,8	4,6	6,4
	$x = 6x_H$	0,334	0,347	0,384	0,465	0,76	1,05

щаются и, следовательно, область действия формулы (1) увеличивается.

В табл. 2 (строка H/λ при $x = 6x_H$) приведены значение p и H/λ определяющие область действия формулы (1) при $x = 6x_H$.

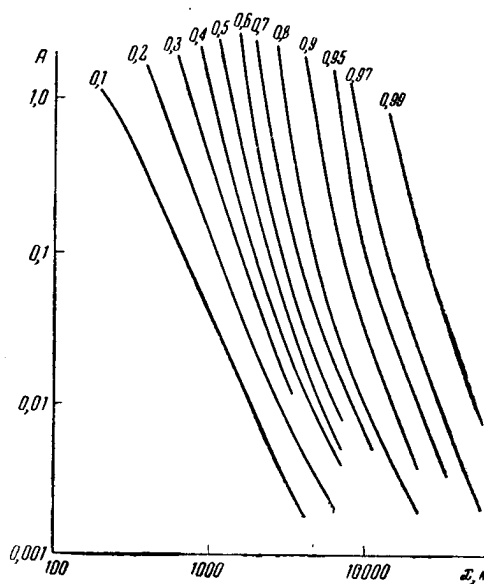
Проведенные расчеты позволяют сделать вывод о том, что формула (1) справедлива в преобладающем числе значений p и H/λ , которые могут иметь место при сейсмической разведке и при глубинном сейсмическом зондировании. Только при исследовании мелких или слабых границ раздела, когда H/λ мало, а p велико, эти формулы могут быть несправедливыми. Для исследования амплитудных особенностей преломленных волн в области p , близких к единице, необходимы специальные теоретические работы.

§ 4. ЗАВИСИМОСТЬ АМПЛИТУДЫ ПРЕЛОМЛЕННОЙ ВОЛНЫ ОТ РАССТОЯНИЯ¹

а) Горизонтальная граница раздела

Согласно формулам (1) и (2), амплитуда преломленной волны имеет максимальное значение в начальной точке, а с увеличением расстояния амплитуда монотонно уменьшается.

В качестве примера на фиг. 11 приведены графики $A = A(x)$, рассчитанные по формуле (1). Значения $F(\gamma)$ брались с графика фиг. 2. Как видно из графиков фиг. 11, уменьшение амплитуды с расстоянием происходит неодинаково при разных x и p . При малых удалениях от пункта взрыва зависимость амплитуды преломленной волны от расстоя-



Фиг. 11. Графики $A = A(x)$ при $\varphi = 0$; $m = 1$; $H = 1000$ м; $\frac{H}{\lambda} = 10$; параметр

$$p = \frac{V_1}{V_2}.$$

¹ Исследование формул Л. Бреховских с целью выяснения зависимости амплитуды от расстояния и от параметров среды проведено также в работах [10, 13, 21].

ния выражается формулой вида (1). Эта формула справедлива при любых удалениях x от источника. При больших x формула упрощается, переходя в асимптотические формулы (3)

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2}},$$

где K не зависит от x .

При больших расстояниях x , таких, что удовлетворяется неравенство $x \gg x_n$, амплитуда преломленной волны изменяется обратно пропорционально квадрату расстояния

$$A = \frac{K}{x^2}. \quad (27)$$

б) Наклонная граница

Не останавливаясь подробно на анализе зависимости амплитуды от расстояния при наклонной преломляющей границе, отметим, что при $\varphi \neq 0$ асимптотические формулы имеют такой же вид, как при горизонтальной границе раздела, только входит еще член, зависящий от φ

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2} \left(1 \pm \frac{p}{\sqrt{1-p^2}} \operatorname{tg} \varphi\right) \cos^2 \varphi}. \quad (28)$$

Верхний знак соответствует движению по подъему, нижний — по спуску границы раздела.

Таким образом, наличие наклона приводит к появлению в формуле для амплитуды преломленной волны постоянного множителя, зависящего от угла наклона φ . Величина этого множителя по подъему (знак $+$) больше, чем по спуску (знак $-$).

Расстояния, начиная с которых справедливы формулы вида (27). Расстояния, начиная с которых справедливы асимптотические формулы вида (3), определены в § 2 и представлены на фиг. 4. Для определения расстояний x , начиная с которых справедлива асимптотическая формула (27)

$$A = \frac{K}{x^2},$$

поступим следующим образом.

Будем аппроксимировать формулу вида (3)

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2}}$$

формулой вида

$$A = \frac{K}{x^n}. \quad (29)$$

При такой аппроксимации получим переменные значения n . Для решения поставленной задачи определим расстояние x , при котором n становится близким к двум.

Величина n из формулы (29) равна

$$n = - \frac{d \ln A}{d \ln x} . \quad (30)$$

Определяя $\frac{d \ln A}{d \ln x}$ из формулы (3), найдем искомую величину n

$$n = 0,5 + \frac{1,5}{1 - \frac{x_n}{x}} . \quad (31)$$

На фиг. 12 приведен график зависимости n от $\frac{x}{x_n}$, рассчитанный по формуле (31). Ниже приведены значения n для некоторых $\frac{x}{x_n}$.

$\frac{x}{x_n}$	4,0	4,75	6,02	8,53	16,1	∞
n	2,5	2,4	2,3	2,2	2,1	2

Величина n уменьшается при увеличении $\frac{x}{x_n}$, асимптотически приближаясь к двум. Отметим, что в области действия асимптотических формул вида (3) с полученными значениями n хорошо совпадают результаты расчетов n для частного случая, приведенные в работе [10].

Максимум значений n , полученный на кривых $n = f(x)$, приведенных в работе [10], располагается в области действия формулы (1), где асимптотическая формула (3) несправедлива.

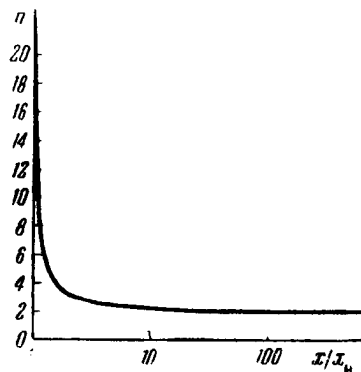
Минимальная величина $\frac{x}{x_n}$, начиная с которой можно считать справедливой формулу (27), зависит от того, какое значение n можно считать близким к двум. Учитывая точность сейсмических определений [13], будем считать, что $n \leq 2,3$ близко к двум.

При этом условии формула (27)

$$A = \frac{K}{x^2}$$

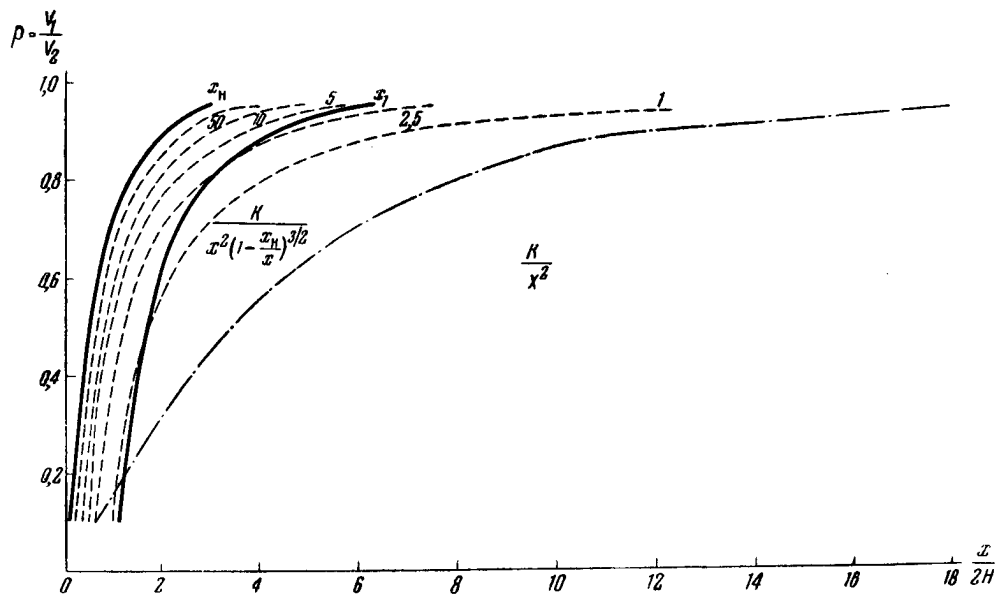
справедлива при $\frac{x}{x_n} \geq 6$.

На фиг. 13 приведена кривая (штрих-пунктирная линия) ограничивающая область действия асимптотической формулы вида (27) (величины x_{\min} сняты с графика фиг. 12 при $n = 2,3$). Здесь же нанесены кривые фиг. 4 (рассчитанные по формулам для жидких сред), разграничивающие области действия формулы (1) и асимптотической формулы (3), линия начальных точек



Фиг. 12. График зависимости n от $\frac{x}{x_n}$, рассчитанный для формулы (31).

$\left(\frac{x_1}{2H} = \frac{p}{\sqrt{1-p^2}}\right)$ и линия, соответствующая абсциссам точек выхода волн в первые вступления $\left(\frac{x_1}{2H} = \sqrt{\frac{1+p}{1-p}}\right)$. По графику фиг. 13 для каждого значения p и H/λ можно определить области расстояний, в пределах которых зависимость амплитуды от расстояния описывается разными формула-



Фиг. 13. К определению областей действия разного вида формул зависимости амплитуды от расстояния. Параметр штриховых кривых H/λ .

ми. Расстояние по горизонтали от кривой x_1 до одной из штриховых кривых (в зависимости от значения H/λ) определяет область, в которой справедлива только точная формула (1). Расстояние по горизонтали между одной из штриховых кривых и кривой, помеченной штрих-пунктиром, определяет область действия асимптотических формул вида (3). Область, расположенная правее штрих-пунктирной кривой, является областью действия формул вида (27).

Отметим, что расстояния, начиная с которых справедлива формула вида (27), одинаковы для упругих и жидких сред при разных типах источников, т. к. вид асимптотических формул (3, 9, 13 и 14) тождественен.

Правее кривой $x_1/2H$ практически при любых p и при $H/\lambda \geq 2,5$ расположена область действия асимптотической формулы вида (3). Отсюда следует, что в большинстве практически возможных случаев ($H/\lambda \geq 2,5$) поведение амплитуд преломленных волн, прослеженных в первых вступлениях, подчиняется асимптотической формуле (3).

На основании изложенного можно сделать следующие выводы об областях действия асимптотических формул для амплитуд преломленных волн.

1) Формула (3) вида $A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x}\right)^{3/2}}$ справедлива, начиная с расстояний,

немного превышающих x_H . При большинстве возможных в сейсморазведке значений p и H/λ эта формула справедлива во всей области прослеживания волны в первых вступлениях. При больших H/λ ($H/\lambda \geq 10$) эта формула справедлива и на значительном интервале в области прослеживания волн в последующих вступлениях до выхода в первые вступления. Случаи сред со слабой скоростной дифференциацией и малых H/λ наименее благоприятны; в этих случаях асимптотическая формула (3) становится справедливой при довольно больших расстояниях, и велика область, в которой действуют только точные формулы. Например, при $p = 0,7$ и $H/\lambda = 5$ асимптотическая формула (3) справедлива при $x/2H \geq 1,6$, а при $p = 0,95$ и $H/\lambda = 5$ — при $x/2H \geq 5,7$.

2) Формула вида $A = \frac{K}{x^2}$ (27) справедлива только при очень больших удалениях от пункта взрыва ($x \geq 6x_H$). Особенно велики x при малой скоростной дифференциации (большие p).

3) Область расстояний, при которых асимптотические формулы не справедливы (малые x), тем больше, чем меньше H/λ и чем больше p . При очень больших H/λ , что имеет место, например, при глубинном сейсмическом зондировании, эта область очень мала и в преобладающей части области прослеживания волны можно пользоваться асимптотической формулой вида (3).

§ 5. УЧЕТ ПОГЛОЩЕНИЯ

Общий вид формул для амплитуды преломленной волны при наличии поглощения. Наличие в реальных средах поглощения изменит формулы для амплитуд преломленных волн. Будем считать, что колебания имеют частоту f , и коэффициенты поглощения для этой частоты в средах, покрывающей и подстилающей преломляющую границу, постоянны и равны α_1 и α_2 .

За счет поглощения в формулах для амплитуды преломленной волны появится добавочный член [13,16]

$$e^{-\alpha_1 r_1 - \alpha_2 r_2},$$

где r_1 и r_2 — длины путей волны в первой и второй средах. Заменим r_1 и r_2 через H и p или через x_H и p

$$r_1 = \frac{2H}{\sqrt{1-p^2}} = \frac{x_H}{p},$$

$$r_2 = x - 2H \frac{p}{\sqrt{1-p^2}} = x - x_H.$$

Подставим значения r_1 и r_2 в выражение для члена, учитывающего поглощение

$$e^{-x_H \left(\frac{\alpha_1}{p} - \alpha_2\right)} \cdot e^{-x \alpha_2}.$$

Эти члены должны быть введены как сомножители в формулы для амплитуд преломленных волн, приведенные выше. В результате асимптотическая формула будет иметь вид

$$A = \frac{pT}{\pi m (1-p^2)} e^{-x_H \left(\frac{\alpha_1}{p} - \alpha_2 \right)} \frac{e^{-\alpha_2 x}}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x} \right)^{3/2}}. \quad (32)$$

Запишем эту формулу при следующих условиях:

1) $\alpha_1 \gg \alpha_2$. Этот случай имеет место в реальных условиях, когда плотные породы, поверхность которых является преломляющей, покрыты рыхлыми породами, поглощение в которых значительно больше, чем в плотных. В этом случае формула (32) имеет вид

$$A \approx \frac{pT}{\pi m (1-p^2)} e^{-\frac{\alpha_1 x_H}{p}} \frac{e^{-\alpha_2 x}}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x} \right)^{3/2}}. \quad (33)$$

2) $\alpha_1 \approx \alpha_2$. Примерное равенство коэффициентов поглощения в покрывающей и преломляющей средах может быть характерно для сред со слабой скоростной дифференциацией. При $\alpha_1 \approx \alpha_2 \approx \alpha$ формула (32) имеет следующий вид:

$$A \approx \frac{pT}{\pi m (1-p^2)} e^{-x_H \alpha \left(\frac{1}{p} - 1 \right)} \frac{e^{-\alpha x}}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x} \right)^{3/2}}. \quad (34)$$

Из формул (32, 33, 34) видно, что наличие поглощения изменяет величину амплитуды и характер ее изменения с расстоянием.

Зависимость A от p в начальной точке. Выясним, как изменит наличие поглощения характер зависимости A от p в начальной точке. Формула (4) для амплитуды преломленной волны в начальной точке при наличии поглощения будет иметь вид

$$A_H = \frac{V \bar{p} (1-p^2)^{3/4}}{m H V_1 (k_0 H)^{1/4}} \cdot e^{-\alpha_1 \frac{2H}{V \sqrt{1-p^2}}}. \quad (35)$$

Аналогично случаю непоглощающих сред [10] величина A_H имеет максимум при некотором значении p_m . Условием, необходимым для определения p_m , является следующее:

$$\left(\frac{2}{p_m^2} - 5 \right) (1 - p_m^2)^{1/2} - 8\alpha_1 H = 0. \quad (36)$$

Уравнение (36) удобнее решать графически. На фиг. 14 приведен график зависимости выражения q от p

$$q = \left(\frac{2}{p_m^2} - 5 \right) (1 - p_m^2)^{1/2}.$$

Пересечение полученной кривой с горизонтальной линией, проведенной на уровне $8\alpha_1 H$, определяет величину p_m . Так при $\alpha_1 = 0$ $p_m = 0,632$, что совпадает с результатами расчета для непоглощающих сред [10]. При наличии поглощения максимум сдвигается в сторону меньших p , причем смещение тем больше, чем больше произведение $\alpha_1 H$.

При $\alpha_1 H = 0,5$ (например, $H = 1000$ м;

$\alpha_1 = 5 \cdot 10^{-4}$ 1/м), $p_m = 0,460$

При $\alpha_1 H = 1,0$ (например, $H = 1000$ м;

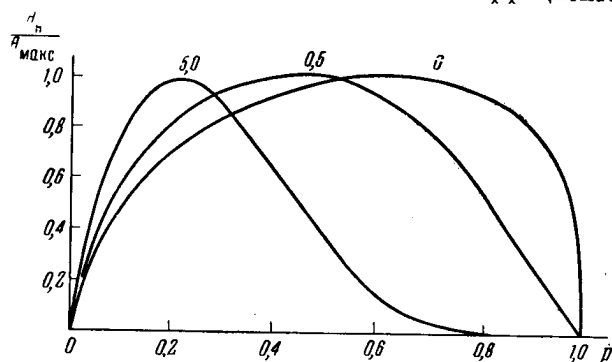
$\alpha_1 = 1 \cdot 10^{-3}$ 1/м), $p_m = 0,380$

При $\alpha_1 H = 5,0$ (например, $H = 1000$ м,

$\alpha_1 = 5 \cdot 10^{-3}$ 1/м), $p_m = 0,215$

На фиг. 15 приведены графики зависимости $\frac{A_n}{A_{\max}}$ от p . Как видно из фиг. 15, наличие поглощения приводит к более резкому уменьшению амплитуды преломленной волны для слабых границ, чем для резких. Физически это объясняется большей длиной пути волны в покрывающей среде при слабых границах, чем при сильных, что обуславливает большие потери за счет поглощения в средах со слабой скоростной дифференциацией по сравнению с средами с резкой скоростной дифференциацией.

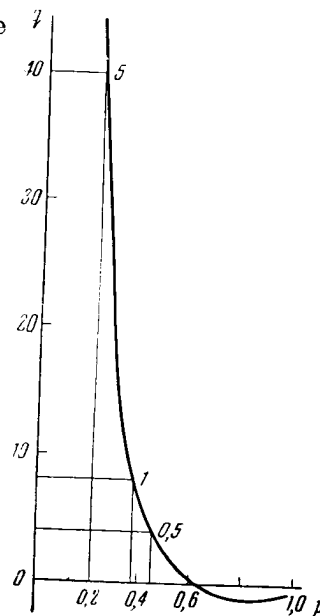
Зависимость A от p при $x = \text{const}$ при наличии поглощения. Проведем расчеты для двух случаев соотношений коэффициентов поглощения



Фиг. 15. Графики $A_n/A_{\max} = f(p)$; параметр $\alpha_1 H$ в $\frac{1}{\text{м}}$.

$\alpha_1 \gg \alpha_2$ и $\alpha_1 \approx \alpha_2$. При этом амплитуда преломленной волны выражается формулами вида (33) и (34).

Так же, как и в § 5, будем рассматривать зависимость A от p , опуская множитель, не зависящий от p .



Фиг. 14. К определению p_m по формуле (36).

Примем $x = cH$, c — заданная постоянная величина; $m = 1$.

1) $\alpha_1 \gg \alpha_2$. При этом формула (33) для амплитуды преломленной волны будет иметь вид

$$A = \frac{pTe^{-\frac{2\alpha_1 H}{\sqrt{1-p^2}}} \cdot e^{-\alpha_2 Hc}}{\pi m H^2 c^2 (1-p^2) \left[1 - \frac{2p}{c \sqrt{1-p^2}} \right]^{3/2}}. \quad (37)$$

На характер зависимости $\ln A = f(p)$ влияет член с α_1 . Член с α_2 не изменяет характера кривых $\ln A = f(p)$, а изменяет только абсолютную величину A . На фиг. 16 приведены кривые зависимости A от p при $x=6H$ и при разных значениях $\alpha_1 H$. Рассмотрение этих кривых показывает, что наличие поглощения в покрывающей среде (при $\alpha_1 \gg \alpha_2$) приводит к изменению формы кривых $\ln A = f(p)$ по сравнению с кривыми для непоглощающих сред ($\alpha = 0$). При небольших значениях $\alpha_1 H$ кривые $\ln A = f(p)$ становятся более пологими, чем при отсутствии поглощения; при больших значениях $\alpha_1 H$ кривые $\ln A = f(p)$ имеют максимум. Положение максимума сдвигается в сторону меньших p при увеличении $\alpha_1 H$.

2) $\alpha_1 \approx \alpha_2 = \alpha$. При этом условии формула (34) для амплитуды преломленной волны примет вид

$$A = \frac{pTe^{-2H\alpha \frac{p}{\sqrt{1-p^2}} \left(\frac{1}{p} - 1 \right)} e^{-\alpha Hc}}{\pi m H^2 c^2 (1-p^2) \left[1 - \frac{2p}{c \sqrt{1-p^2}} \right]^{3/2}}. \quad (38)$$

На фиг. 17 приведены кривые зависимости A от p при $x=6H$ и при разных значениях αH .

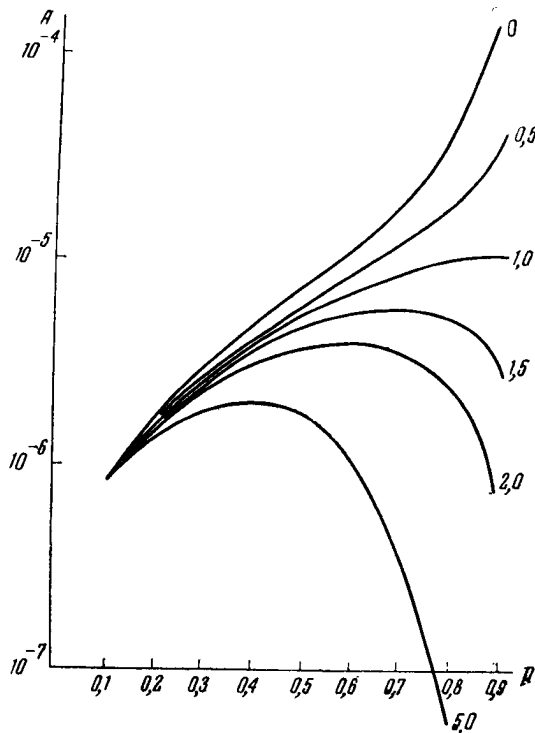
Рассмотрение этих кривых показывает, что характер кривых $\ln A = f(p)$ мало меняется за счет наличия поглощения: при разных величинах α амплитуда A возрастает с увеличением p . При увеличении поглощения увеличение A с ростом p становится более резким.

Для $\alpha_1 \gg \alpha_2$ и $\alpha_1 \approx \alpha_2$ расчеты проведены для одного значения x ($x=6H$). При других значениях x поведение амплитуды в функции соотношения скоростей при $\alpha_1 \gg \alpha_2$ и при $\alpha_1 \approx \alpha_2$ должно сохраниться качественно таким же, как и в рассмотренном случае. Это следует из того, что форма кривых $\ln A = f(p)$ для непоглощающих сред при разных x (фиг. 6а) примерно одинакова, а член, учитывающий поглощение в средах и влияющий на форму кривых, не зависит от c ($x = cH$).

Таким образом, в случае, когда коэффициенты поглощения в покрывающей и преломляющей средах резко отличаются, учет поглощения приводит к существенному изменению характера зависимости амплитуды от p при $x = \text{const}$. В случае, когда поглощающие свойства покрывающей и преломляющей сред примерно одинаковы, учет поглощения не меняет существенно характера зависимости A от p при $x = \text{const}$.

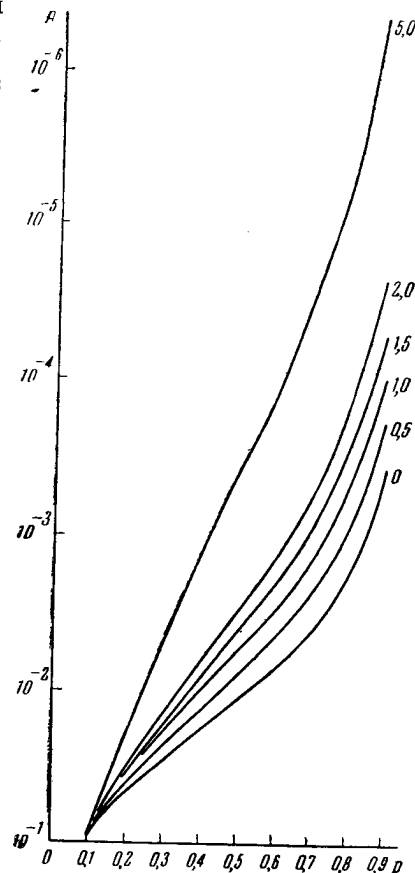
Отношение амплитуд двух волн при наличии поглощения. При анализе экспериментальных сейсмических данных интенсивность преломленных

волн часто оценивается по сравнению с интенсивностью других волн. В настоящем параграфе рассмотрим выражение для отношения амплитуд преломленных волн, соответствующих двум разным границам раздела. Для каждой из границ раздела покрывающая среда принята однородной. Параметры, соответствующие первой границе, помечены индексами 1, второй — индексами 2. Обозначим через α'_1 и α'_2



Фиг. 16. Графики $A = f(p)$ для случая $\alpha_1 \gg \alpha_2$, $x = 6H$; $\frac{H}{\lambda} = 10$. Параметр — $\alpha_1 H$.

Кривые совмещены в точке $p = 0,1$.



Фиг. 17. Графики $A = f(p)$ для случая $\alpha_2 = \alpha_1 = \alpha$. Принято $x = 6H$; $\frac{H}{\lambda} = 10$. Параметр кривых — αH . Все кривые совмещены в точке $p = 0,1$.

поглощение в первой и второй средах для первой волны, а через α'_1 и α'_2 аналогичные величины для второй волны. При этом асимптотическая формула для отношения амплитуд двух волн может быть записана в виде

$$\frac{A_2}{A_1} = NM, \quad (39)$$

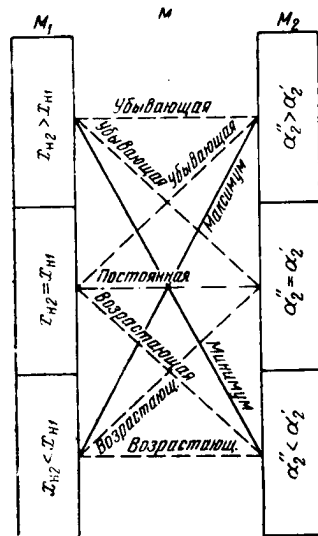
где

$$N = \frac{m_1 p_2 (1 - p_1^2) T_2}{m_2 p_1 (1 - p_2^2) T_1} e^{(\alpha_2 x_{H2} - \alpha'_2 x_{H1}) - \alpha_1 \frac{x_{H2}}{p_2} + \alpha'_1 \frac{x_{H1}}{p_1}},$$

а

$$M = \frac{\left(1 - \frac{x_{н1}}{x}\right)^{3/2}}{\left(1 - \frac{x_{н2}}{x}\right)^{3/2}} e^{-x(\alpha_2'' - \alpha_2')}.$$

Сомножитель N включает в себя члены, не зависящие от x , тогда как M определяет изменение отношения A_2/A_1 с расстоянием. Функция M состоит из двух сомножителей $M_1 = \left(\frac{x - x_{н1}}{x - x_{н2}}\right)^{3/2}$ и $M_2 = e^{-x(\alpha_2'' - \alpha_2')}$.



Фиг. 18. К определению характера кривых $M = M(x)$.

Поведение функции M_1 с изменением x различно при разных соотношениях $x_{н1}$ и $x_{н2}$:

- а) при $x_{н2} = x_{н1}$ M_1 остается постоянным и равным 1 при изменении x ;
- б) при $x_{н2} > x_{н1}$ M_1 убывает с увеличением x (от ∞ до 1);
- в) при $x_{н2} < x_{н1}$ M_1 возрастает с увеличением x (от 0 до 1).

Поведение функции M_2 с изменением x зависит от значений α_2'' и α_2' :

- а) при $\alpha_2'' = \alpha_2'$ $M_2 = 1$;
- б) при $\alpha_2'' > \alpha_2'$ M_2 убывает с увеличением x ;
- в) при $\alpha_2'' < \alpha_2'$ M_2 возрастает с увеличением x .

Исследование выражения для M на экстремум показывает, что функция M может иметь экстремум при

$$x_0 = \frac{x_{н1} + x_{н2}}{2} \pm \frac{x_{н1} - x_{н2}}{2} \sqrt{1 - \frac{6}{(x_{н1} - x_{н2})(\alpha_2'' - \alpha_2')}}. \quad (40)$$

Из двух решений для x_0 надо выбрать одно положительное, величина которого больше $x_{н2}$ и $x_{н1}$ (при $x_{н1} > x_{н2}$ знак $+$, при $x_{н1} < x_{н2}$, знак $-$).

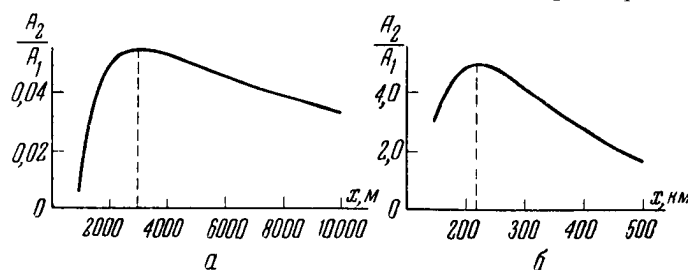
Функция M может иметь максимум или минимум. Условие для минимума: $x_{н2} > x_{н1}$ и $\alpha_2'' < \alpha_2'$; условие для максимума: $x_{н2} < x_{н1}$ и $\alpha_2'' > \alpha_2'$. При разных других сочетаниях значений x_n и α_2 функция M может быть убывающей, возрастающей или неизменной с расстоянием. На схеме фиг. 18 показаны возможные соотношения величин, входящих в функции M_1 и M_2 , и на соединяющих линиях подписан характер функции M .

Приведем примеры расчета отношения A_2/A_1 для случаев, когда график A_2/A_1 имеет экстремальную точку.

Пример 1.

$$\begin{aligned} p_1 &= 0,9; \quad H_1 = 300 \text{ м}; \quad \alpha_2' = 1 \cdot 10^{-4} \text{ 1/м}; \quad x_{н1} = 827 \text{ м}; \\ p_2 &= 0,5; \quad H_2 = 400 \text{ м}; \quad \alpha_2'' = 2 \cdot 10^{-4} \text{ 1/м}; \quad x_{н2} = 461 \text{ м}; \\ \alpha_1' &= \alpha_1'' = 1 \cdot 10^{-3} \text{ 1/м}. \end{aligned}$$

При этих условиях ($x_{н2} < x_{н1}$ и $\alpha_2'' > \alpha_1'$) график $A_2/A_1 = f(x)$, согласно изложенному, должен иметь максимум. По формуле (40) определяем $x_{\text{макс}} = 2994 \text{ м}$. На фиг. 19а приведен график $A_2/A_1 = f(x)$, рассчитанный по формуле (39). Если поменять местами параметры для первой



Фиг. 19. Графики $\frac{A_2}{A_1} = f(x)$.

и второй границы, то кривая отношения $A_2/A_1 = f(x)$, будет иметь минимум.

Пример 2

$$\begin{aligned} p_1 &= 0,76; \quad H_1 = 50 \text{ км}; \quad \alpha_2' = 0,47 \cdot 10^{-5} \text{ 1/м}; \quad x_{н1} = 120 \text{ км}; \\ p_2 &= 0,86; \quad H_2 = 20 \text{ км}; \quad \alpha_2'' = 1,0 \cdot 10^{-5} \text{ 1/м}; \quad x_{н2} = 67 \text{ км}; \\ \alpha_1' &= \alpha_1'' = 3,5 \cdot 10^{-5} \text{ 1/м}. \end{aligned}$$

При этих условиях максимум кривой A_2/A_1 находится на расстоянии $x_{\text{макс}} = 218,5 \text{ км}$. На фиг. 19б приведен график $A_2/A_1 = f(x)$.

Условия примера 2 характерны для границ базальта (волна t_2) и подкорового слоя (волна t_1), изучаемых при глубинном сейсмическом зондировании. Отметим, что расчетная кривая фиг. 19б похожа на экспериментальную кривую, приведенную в работе [15], и по значениям A_2/A_1 и по положению максимума.

§ 6. НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ИНТЕРПРЕТАЦИИ СЕЙСМИЧЕСКИХ ДАННЫХ ОБ АМПЛИТУДАХ

В сейсморазведке данные об амплитудах зарегистрированных волн используют для определения показателей степени функции расхождения, коэффициентов поглощения и разностей коэффициентов поглощения. Способы определений этих величин описаны в работах [13, 16, 17]. Эти способы количественной обработки амплитуд основаны на аппроксимации действительной зависимости амплитуды от расстояния формулой вида

(29): $A = \frac{K}{x^n}$, где x^n — функция расхождения. При этом предполагается, что величина n может быть разной для разных сред, но она не меняется с расстоянием. Для учета поглощения в формулу вводятся экспоненциальные члены.

В § 4 показано, что за счет аппроксимации асимптотической формулы вида (3) формулой вида (29) получают переменные значения n . В работе [10] на отдельных примерах показано, к каким результатам приводит аппроксимация точной формулы вида (1) формулой вида (29). Эти рассуждения показывают, что при небольших расстояниях от начальной точки за счет аппроксимации получают переменные значения n . В области действия точных формул может быть максимум значений n , а далее при увеличении расстояния n уменьшается. Максимальные значения n могут сильно отличаться от двух. Только при $x > 6x_n$ величина n становится меньше, или равной 2,3 и далее асимптотически приближается к двум.

Проведенное рассмотрение позволяет сделать вывод, что использование формулы вида (29) допустимо при больших расстояниях x ($x \geq 6x_n$). При меньших x эта формула должна приводить к ошибочным результатам в определении n и α . Так в случаях, если волна прослежена при малых удалениях от пункта взрыва или если она прослежена при больших удалениях, но соответствует слабым границам раздела, способы интерпретации, основанные на формуле (29), должны приводить к ошибочным результатам. При использовании амплитудных кривых, полученных и при малых и при больших удалениях от пункта взрыва, применение этих способов приведет к получению различных величин n и α , что может создать неправильное впечатление об изменении характера сред на разных участках. Для уточнения результатов интерпретации амплитудных данных можно попытаться выбрать другую аппроксимирующую формулу.

Выбор аппроксимирующей формулы для амплитуды преломленной волны

В § 2 было показано, что уже при сравнительно небольших расстояниях от начальной точки поведение амплитуд преломленных волн в жидкой и твердой средах подчиняется асимптотической формуле вида (3)

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2}}.$$

При самых различных значениях параметров сред и длин волн λ , которые могут представлять интерес для сейсмической разведки и глубинного сейсмического зондирования, эта формула справедлива во всей области прослеживания волны в первых вступлениях, а при значительных H/λ и p — и на значительном интервале в области последующих вступлений до выхода волны в первые вступления (см. § 4).

Заметим, что формула вида (3) справедлива для границы полупространства. При слоях малой мощности, как показано в работе [18], показатель n равен 0,5, а не двум. В реальных средах, судя по тем данным, которые получены до сих пор, показатель n не всегда равен двум. Отмечены значения n , существенно отличающиеся от двух. Поэтому формулу (3) следует видоизменить, введя показатель степени n , подлежащий определению. Для общности следовало бы заменить и показатель степени у скобки на произвольный, подлежащий определению. Однако, это приведет к большому числу неизвестных параметров и сделает невозможным их определение по экспериментальным данным. Учитывая это, запишем аппроксимирующую формулу в виде

$$A = \frac{K}{x^n \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2}}. \quad (41)$$

Для учета поглощения в среде в формулу (41) должны быть добавлены экспоненциальные члены. Для случая плоской наклонной границы раздела (угол наклона φ), при коэффициентах поглощения в верхней и нижней средах α_1 и α_2 для частоты f получим следующее выражение для амплитуды преломленной волны

$$A = \frac{K}{x^n \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{3/2}} e^{-\alpha_2 x \frac{\cos(i \mp \varphi)}{\cos i} \pm \alpha_1 x \frac{\sin \varphi}{\cos i}}, \quad (42)$$

где верхний знак соответствует движению по подъему, а нижний — по спуску.

В дальнейшем нам потребуются выражения для амплитуды преломленной волны при наблюдениях на нагоняющих и встречных системах. Обозначим расстояние между пунктами взрыва на встречных системах через L , а на нагоняющих системах — через a . Величины, относящиеся к основному пункту взрыва, будем помечать индексами (1), по встречной системе — индексами (2), а по нагоняющей — индексами (3). Будем считать, что при основном пункте взрыва наблюдения производятся по подъему. При этом выражения для амплитуд могут быть записаны в следующем виде:

$$A_1 = \frac{K_1}{x^n \left(1 - \frac{x_{n1}}{x}\right)^{3/2}} e^{-\alpha_2 x \frac{\cos(i - \varphi)}{\cos i} + \alpha_1 x \frac{\sin \varphi}{\cos i}}, \quad (43)$$

$$A_2 = \frac{K_2}{(L - x)^n \left(1 - \frac{x_{n2}}{L - x}\right)^{3/2}} e^{-\alpha_2 (L - x) \frac{\cos(i + \varphi)}{\cos i} - \alpha_1 (L - x) \frac{\sin \varphi}{\cos i}}, \quad (44)$$

$$A_3 = \frac{K_3}{(x + a)^n \left(1 - \frac{x_{n3}}{x + a}\right)^{3/2}} e^{-\alpha_2 (x + a) \frac{\cos(i - \varphi)}{\cos i} + \alpha_1 (x + a) \frac{\sin \varphi}{\cos i}}. \quad (45)$$

Способ определения n

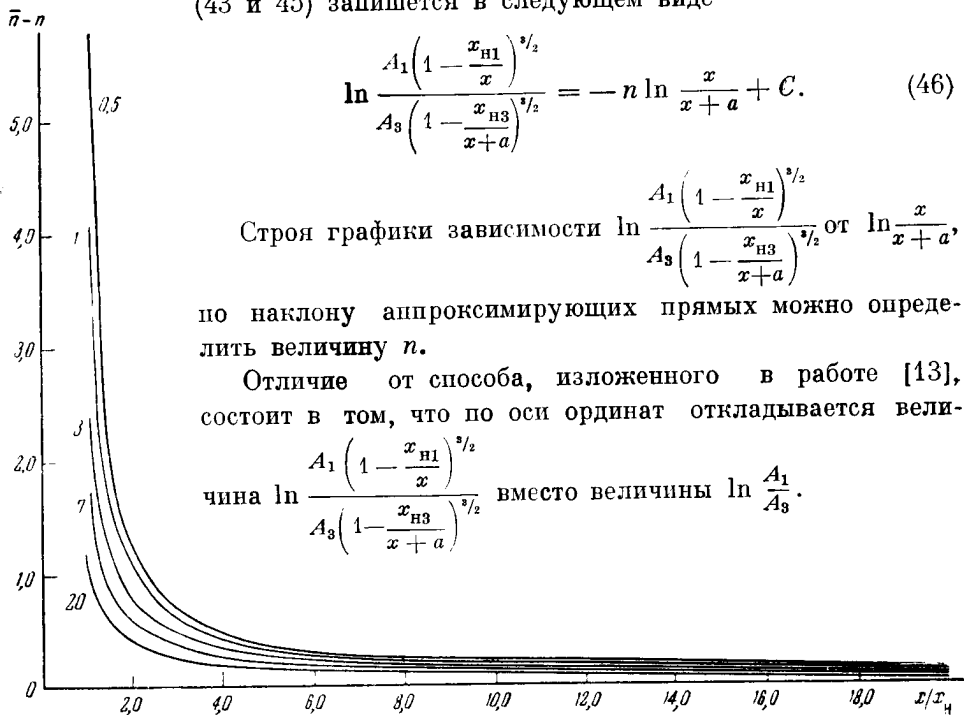
Аналогично тому, как это показано в работе [13], можно определять n по нагоняющим и встречным системам. Рассмотрим способ определения n по нагоняющим системам. Ход рассуждений совершенно аналогичен приведенным в работе [13], поэтому мы их здесь приводить не будем. Окончательная формула для определения n при использовании формул (43 и 45) запишется в следующем виде

$$\ln \frac{A_1 \left(1 - \frac{x_{H1}}{x}\right)^{1/2}}{A_3 \left(1 - \frac{x_{H3}}{x+a}\right)^{1/2}} = -n \ln \frac{x}{x+a} + C. \quad (46)$$

Строя графики зависимости $\ln \frac{A_1 \left(1 - \frac{x_{H1}}{x}\right)^{1/2}}{A_3 \left(1 - \frac{x_{H3}}{x+a}\right)^{1/2}}$ от $\ln \frac{x}{x+a}$, по наклону аппроксимирующих прямых можно определить величину n .

Отличие от способа, изложенного в работе [13], состоит в том, что по оси ординат откладывается величина

$$\ln \frac{A_1 \left(1 - \frac{x_{H1}}{x}\right)^{1/2}}{A_3 \left(1 - \frac{x_{H3}}{x+a}\right)^{1/2}} \text{ вместо величины } \ln \frac{A_1}{A_3}.$$



Фиг. 20. Графики зависимости $(\bar{n} - n)$ от $\frac{x}{x_H}$; параметр — $\frac{a}{x_H}$.

Величина \bar{n} , определяемая по способу, изложенному в работе [13], находится в следующем соотношении с величиной n , определяемой на основании формулы (46),

$$\bar{n} = n + \frac{3}{2} \frac{\ln \frac{\left(1 - \frac{x_{H1}}{x}\right)}{\left(1 - \frac{x_{H3}}{x+a}\right)}}{\ln \frac{x}{x+a}}. \quad (47)$$

Из формулы (47) видно, что при постоянном n величина \bar{n} должна изменяться с изменением расстояния. Только при $x \gg x_{Hi}$ ($i = 1, 3$) $\bar{n} = n$.

На фиг. 20 приведены графики зависимости $(\bar{n} - n)$ от $\frac{x}{x_H}$, параметр

кривых — отношение $\frac{a}{x_H}$. При расчетах принято, что граница горизонтальна, т. е. $x_{H1} = x_{H2} = x_H$.

Рассмотрение графиков показывает, что $\bar{n} - n$ тем больше, чем меньше $\frac{x}{x_H}$ и чем меньше $\frac{a}{x_H}$, т. е. чем меньше расстояние участка, по которому проводится определение, от пункта взрыва и чем меньше расстояние между пунктами взрыва для нагоняющих систем. При $\frac{x}{x_H} \gg 6$ и при $\frac{a}{x_H} \geq 0,5$ \bar{n} близко к n ; разность $\bar{n} - n$ не превышает 0,3. При $\frac{x}{x_H} \geq 2,4$ и при $\frac{a}{x_H} \geq 0,5$ разность $\bar{n} - n$ не превышает 1. При $\frac{x}{x_H} < 2,5$ разность $\bar{n} - n$ может быть значительно больше 1.

Способ определения коэффициента поглощения

В работе [16] предложен способ определения α_2 по встречным амплитудным кривым. В связи с изменением вида аппроксимирующей формулы этот способ должен быть несколько видоизменен. Используя формулы (43) и (44) для амплитуд преломленных волн по встречным системам, в результате преобразований (аналогичным тем, которые проведены в работе [16]) получим следующую формулу для определения α_2 :

$$\ln \frac{A_1 x^n \left(1 - \frac{x_{H1}}{x}\right)^{1/2}}{A_2 (L-x)^n \left(1 - \frac{x_{H2}}{L-x}\right)^{1/2}} = -2\alpha_2 x \cos \varphi + C. \quad (48)$$

Величина n полагается постоянной.

Строя графики зависимости левой части выражения (48) от x , по углу наклона аппроксимирующей прямой можно определить величину $\alpha_2 \cos \varphi$. При известном φ отсюда может быть определено α_2 . Если углы наклона малы ($\varphi < 15^\circ$), то с достаточной степенью точности можно считать $\alpha_2 \cos \varphi \approx \alpha_2$.

Приведенный способ определения α_2 отличается от способа, описанного в работе [16], введением при A дополнительного множителя, включающего x_H . Если полагать, что величины n принимаются в обоих способах одинаковыми, то величина $\bar{\alpha}_2$, определяемая по способу, изложенному в работе [16], находится в следующей зависимости от величины α_2 , определяемой на основании формулы (48)

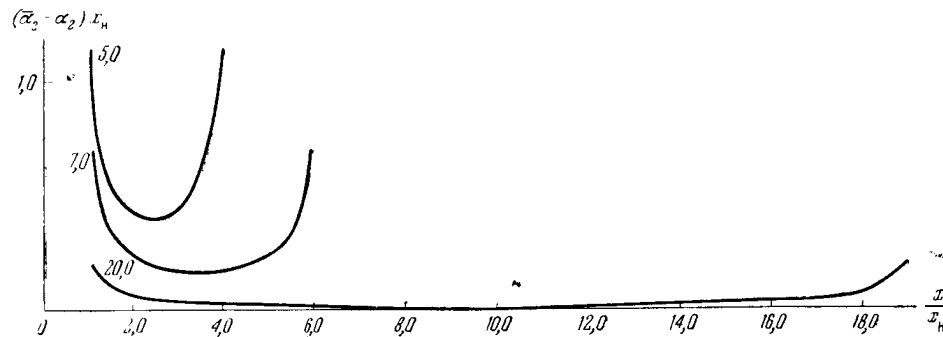
$$\bar{\alpha}_2 = \alpha_2 + \frac{3}{2} \frac{\ln \left(\frac{1 - \frac{x_{H1}}{x}}{1 - \frac{x_{H2}}{L-x}} \right)}{(2x - L) \cos \varphi}. \quad (49)$$

Как видно из формулы (49), при постоянном α_2 величина $\bar{\alpha}_2$ меняется с изменением x .

Произведем расчеты $\bar{\alpha}_2 - \alpha_2$ для случая горизонтальной границы раздела ($x_{n1} = x_{n2} = x_n$). Для расчетов формулу (49) удобнее записать в следующем виде:

$$(\bar{\alpha}_2 - \alpha_2) x_n = \frac{3}{2} \frac{\ln \left(\frac{1 - \frac{x_n}{x}}{1 - \frac{x_n}{L - x}} \right)}{\frac{2x}{x_n} - \frac{L}{x_n}}. \quad (50)$$

На фиг. 21 приведены графики $(\bar{\alpha}_2 - \alpha_2) x_n$ в функции $\frac{x}{x_n}$. Как видно из фиг. 21, разность $(\bar{\alpha}_2 - \alpha_2)$ минимальна в середине между двумя



Фиг. 21. Графики зависимости $(\bar{\alpha}_2 - \alpha) x_n$ от $\frac{x}{x_n}$; параметр $\frac{L}{x_n}$

встречными пунктами взрыва и увеличивается к краям. При $\frac{x}{x_n} = \text{const}$ разность $(\bar{\alpha}_2 - \alpha_2)$ тем больше, чем меньше $\frac{L}{x_n}$. Чем меньше x_n , тем больше разность $(\bar{\alpha}_2 - \alpha_2)$. Так при $x_n = 100$ м, $x = 300$ м ($\frac{x}{x_n} = 3$) и $L = 1500$ м ($\frac{L}{x_n} = 5$), $(\bar{\alpha}_2 - \alpha_2) = 4 \cdot 10^{-3}$ 1/м, а при $x_n = 1000$ м, $x = 3000$ м ($\frac{x}{x_n} = 3$) и $L = 5000$ м ($\frac{L}{x_n} = 35$) $(\bar{\alpha}_2 - \alpha_2) = 4 \cdot 10^{-4}$ 1/м.

Способ определения разности коэффициентов поглощения

Аналогично предыдущему может быть записана формула для определения разности коэффициентов поглощения двух волн, соответствующих разным преломляющим границам. Так же, как в работе [17], будем рассматривать среду с горизонтальными преломляющими границами m и k . Величины, относящиеся к границе m , пометим индексами m , а к границе k — индексами k .

Производя преобразования, аналогичные примененным в работе [17], получим следующую формулу для определения разности коэффициентов поглощения $\alpha_m - \alpha_k$

$$\ln \frac{A_m \left(1 - \frac{x_{nm}}{x}\right)^{3/2}}{A_k \left(1 - \frac{x_{nk}}{x}\right)^{3/2}} = -x(\alpha_m - \alpha_k) - (n_m - n_k) \ln x + C. \quad (51)$$

Если n_m и n_k постоянны и равны друг другу¹, то получим

$$\ln \frac{A_m \left(1 - \frac{x_{nm}}{x}\right)^{3/2}}{A_k \left(1 - \frac{x_{nk}}{x}\right)^{3/2}} = -x(\alpha_m - \alpha_k) + C. \quad (52)$$

В системе координат $\ln \frac{A_m \left(1 - \frac{x_{nm}}{x}\right)^{3/2}}{A_k \left(1 - \frac{x_{nk}}{x}\right)^{3/2}}$; x уравнение преобразуется в

прямую, по углу наклона которой может быть определена разность коэффициентов поглощения $\alpha_m - \alpha_k$.

Разность $\alpha_m - \alpha_k$ характеризует различие в поглощающих свойствах границ для колебаний с частотой f . При наличии на одних и тех же записях не двух, а большего числа волн, приведенным способом можно получить сравнительную характеристику поглощающих свойств различных преломляющих слоев. Предложенный способ определения разности коэффициентов поглощения отличается от способа, описанного в работе [17], тем, что по оси ординат откладываются величины

$$\ln \frac{A_m \left(1 - \frac{x_{nm}}{x}\right)^{3/2}}{A_k \left(1 - \frac{x_{nk}}{x}\right)^{3/2}} \text{ вместо величин } \ln \frac{A_m}{A_k}.$$

Величины $\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k$, определяемые по способу, описанному в работе [17] и основанному на формуле (29), находятся в следующей зависимости от величин $\alpha_m - \alpha_k$, определяемых по изложенному выше способу, основанному на формуле (41)

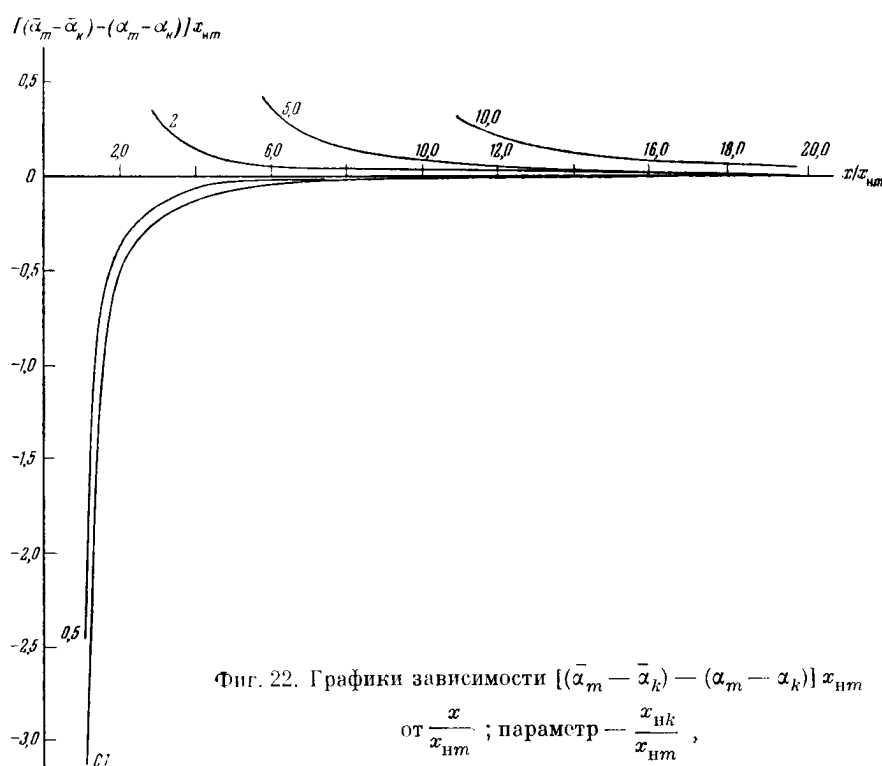
$$(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k) = (\alpha_m - \alpha_k) + \frac{3}{2} \frac{\ln \left[\left(1 - \frac{x_{nm}}{x}\right) / \left(1 - \frac{x_{nk}}{x}\right) \right]}{x}. \quad (53)$$

При $x \gg x_{ni}$ ($i = m, k$) или при $x_{nm} = x_{nk}$, $(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k) = (\alpha_m - \alpha_k)$. При $x_{nm} < x_{nk}$, $(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k) > (\alpha_m - \alpha_k)$; а при $x_{nm} > x_{nk}$ $(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k) < (\alpha_m - \alpha_k)$.

¹ Из теоретических соображений ясно, что равенство $n_m = n_k$ должно соблюдаться на таких удалениях x от обеих начальных точек, где справедливы асимптотические формулы.

На фиг. 22 приведены графики зависимости $[(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k) - (\alpha_m - \alpha_k)] x_{nm}$ от $\frac{x}{x_{nm}}$. Как видно из кривых $(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k) - (\alpha_m - \alpha_k)$ тем больше по абсолютной величине, чем больше отличаются абсциссы начальных точек двух волн (x_{nm} и x_{nk}), и чем меньше расстояние $\frac{x}{x_{nm}}$.

В зависимости от значений x_{nm} и x_{nk} знаки $\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k$ и $\alpha_m - \alpha_k$ могут быть одинаковыми или разными. Знак разности положителен при $x_{nm} < x_{nk}$ и отрицателен при $x_{nm} > x_{nk}$.

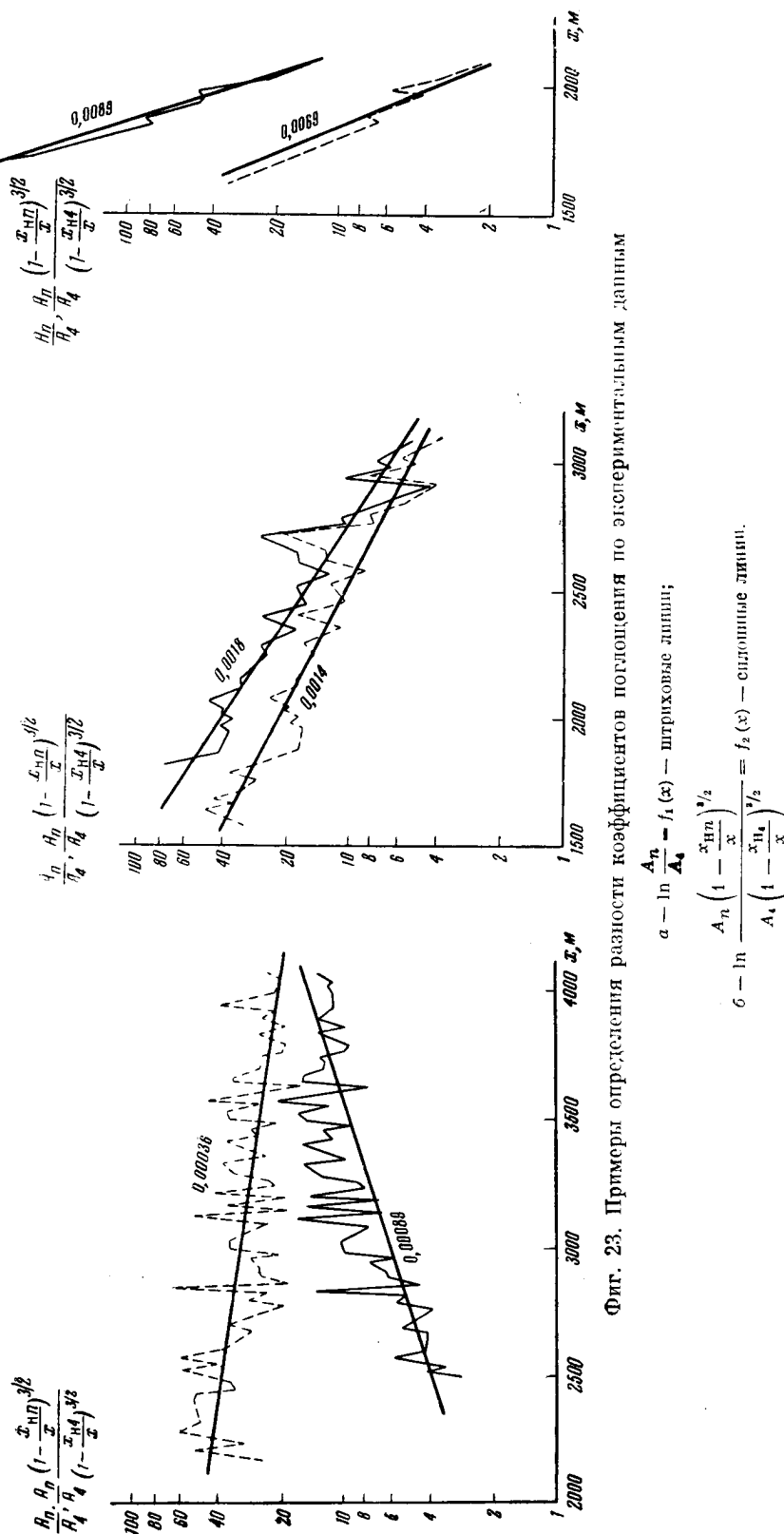


Фиг. 22. Графики зависимости $[(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k) - (\alpha_m - \alpha_k)] x_{nm}$ от $\frac{x}{x_{nm}}$; параметр — $\frac{x_{nk}}{x_{nm}}$.

Абсолютные значения разности $(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k) - (\alpha_m - \alpha_k)$ тем больше, чем меньше x_{nm} .

На фиг. 23 приведены примеры определения разности коэффициентов поглощения по экспериментальным данным. Экспериментальные данные получены в районе, характеризующемся слабой скоростной дифференциацией, при наблюдениях в области, довольно близкой к начальным точкам некоторых волн. Преобладающие на записях частоты всех волн были примерно одинаковы и равны 35—40 гц.

Графики построены по способу, изложенному выше (сплошные линии), и по способу, описанному в работе [17] (штриховые линии). В обоих случаях возможна аппроксимация наблюдаемых данных прямыми, но углы



Фиг. 23. Примеры определения разности коэффициентов поглощения по экспериментальным данным

наклона аппроксимирующих прямых отличаются; в одном случае произошло изменение знака угла наклона.

Ниже сопоставлены полученные величины разностей коэффициентов поглощения.

Индексы волн	2—4	3—4	5—4
$(\alpha_m - \alpha_k), 1/m$	0,0089	0,0018	—0,00089
$(\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k), 1/m$	0,0069	0,0014	0,00036

Возможность больших ошибок в определении $\bar{\alpha}_m - \bar{\alpha}_k$ по способу, основанному на формуле (29)

$$A = \frac{k}{x^n}$$

следует и из качественного рассмотрения поведения графиков отношения амплитуд двух волн. В § 5 было показано, что кривые $A_2/A_1 = f(x)$ в области действия асимптотических формул могут иметь максимум или минимум, быть возрастающими или убывающими. Естественно, что при наличии экстремальных точек определение разности коэффициентов поглощения по наклону графиков $\ln A_2/A_1 = f(x)$ может приводить к абсурдным данным, причем величины $\bar{\alpha}_2 - \bar{\alpha}_1$ могут резко меняться с изменением x и изменять знак. Таким образом, изменение вида аппроксимирующей формулы позволяет уточнить результаты определения разности коэффициентов поглощения.

Определение разности коэффициентов поглощения по положению экстремума на кривых зависимости отношения амплитуд двух волн от расстояния

В § 5 было показано, что графики отношения амплитуд двух волн $A_2/A_1 = f(x)$ в области действия асимптотических формул могут иметь экстремум: максимум при $x_{n2} > x_{n1}$ и $\alpha_2'' < \alpha_2'$ и минимум при $x_{n2} < x_{n1}$ и $\alpha_2'' > \alpha_2'$. По формуле (40) для абсциссы экстремума при известных x_{n2} , x_{n1} и x_0 может быть определена разность коэффициентов поглощения двух волн. Напомним, что формула (40) справедлива в области действия асимптотических формул при горизонтальных границах раздела и при $n_1 = n_2$.

Приведем пример определения $\alpha_2'' - \alpha_2'$ по экспериментальным данным.

При работах по глубинному сейсмическому зондированию в районах Северного Тянь-Шаня [15] построены кривые отношения амплитуд преломленных волн, соответствующих границе базальта (волна t_1), и поверхности подкорового слоя (волна t_2). Отмечен максимум кривых $A_2/A_1 = f(x)$ при $x_0 \approx 250$ км. Частоты двух волн примерно одинаковы и близки к 10 гц.

Для волн t_1 и t_2 характерны следующие величины

- 1) $p_1 = 0,76$; $H_1 = 50$ км; $x_{n1} = 120$ км,
- 2) $p_2 = 0,36$; $H_2 = 20$ км; $x_{n2} = 67$ км.

Согласно графикам фиг. 13 можно заключить, что максимум отмечается в области действия асимптотических формул, т. е. для приведенной кривой справедлива формула (40). Подставляя в формулу данные об x_{\max} , x_{H1} и x_{H2} , находим $\alpha_2'' - \alpha_2' = 0,53 \cdot 10^{-5} \text{ 1/м}$.

Отметим, что при интерпретации удаленных частей амплитудных кривых разность коэффициентов поглощения определена равной $1 \cdot 10^{-5} \text{ 1/м}$ [15]. Порядок величин один и тот же.

**О возможности использования величины отношения
амплитуд двух преломленных волн для оценки значения
коэффициента поглощения в покрывающей среде**

В сейсморазведке до настоящего времени не было способов определения коэффициента поглощения α_1 в покрывающей среде по данным метода преломленных волн. Ниже предложен способ определения α_1 по данным об отношении амплитуд двух преломленных волн.

Определение α_1 при известных α_2'' и α_2' . Обратимся снова к формуле (39) для отношения амплитуд. На основании геометрической интерпретации годографов и из данных других наблюдений (сейсмокаротаж, определения плотности) могут быть определены величины p_1 , p_2 , x_{H1} , x_{H2} , λ_1 , λ_2 , m_1 , m_2 . Величины α_2'' и α_2' коэффициентов поглощения в преломляющих средах могут быть определены изложенными выше способами, если получены достаточные системы наблюдений. Будем полагать, что α_2'' и α_2' известны. Тогда в формуле (39) для отношений амплитуд остается неизвестным член, содержащий α_1 ,

$$e^{-\alpha_1 \frac{x_{H2}}{p_2} + \alpha_1 \frac{x_{H1}}{p_1}}. \quad (54)$$

Если принять $\alpha_1'' = \alpha_1' = \alpha_1$, то величина α_1 может быть определена из формулы (39) при известных A_2/A_1 и фиксированных x .

Показатель у экспоненты (54) приближенно равен произведению коэффициента поглощения в зоне между двумя преломляющими границами на разность путей волн (2) и (1) в покрывающей среде. При таком представлении, изложенным выше способом можно определить коэффициент поглощения в среде между двумя преломляющими границами, не вводя условия $\alpha_1'' = \alpha_1'$.

Определение α_1 при известной разности $\alpha_2'' - \alpha_2'$. Будем полагать $\alpha_1'' = \alpha_1'$. Если величины α_2'' и α_2' неизвестны, но известна их разность, то в формуле (39) для отношения амплитуд неизвестны следующие члены

$$e^{-\alpha_1 \left(\frac{x_{H2}}{p_2} - \frac{x_{H1}}{p_1} \right)} \cdot e^{\alpha_2'' x_{H2} - \alpha_2' x_{H1}}. \quad (55)$$

Расчеты показывают, что в большом числе реально возможных значений α_1 ; α_2 ; x_H определяющее влияние на величину A_2/A_1 оказывает первый сомножитель в выражении (55), содержащий α_1 . Влияние второго сомно-

жителя, содержащего α_2'' и α_2' , невелико, и этот член мало меняется при изменении α_2'' и α_2' в реально возможных пределах. В то же время небольшие изменения α_1 приводят к заметным изменениям A_2/A_1 . Эти результаты дают возможность по значению A_2/A_1 оценивать порядок величины α_1 .

Проиллюстрируем эти заключения на примере интерпретации кривой отношения амплитуд из работы [15]. Параметры для волн приведены на стр. 46. Разность $\alpha_2'' - \alpha_2'$, определенная по абсциссе точки экстремума кривой $A_2/A_1 = f(x)$ (см. стр. 47), примерно равна $0,5 \cdot 10^{-5}$ 1/м. Примем согласно экспериментальной кривой $A_2/A_1 = 5$ при $x = 250$ км. Значения α_2'' и α_2' будем задавать так, чтобы их разность сохранялась постоянной и равнялась $0,5 \cdot 10^{-5}$ 1/м. В табл. 3 приведены величины α_2'' и α_2' и результаты расчета α_1 по формуле (39).

Таблица 3

$\alpha_2'' \cdot 10^{-5},$ 1/м	$\alpha_2' \cdot 10^{-5},$ 1/м	$\alpha_1 \cdot 10^{-5},$ 1/м
0,6	0,1	3,75
1,0	0,5	4,0
2,0	1,5	4,68
5,0	4,5	6,63

Из расчетов можно сделать заключение, что наиболее вероятно значение $\alpha_1 \approx 4 \cdot 10^{-5}$ 1/м. Это значение определяется довольно точно. Изменение α_1 на $\pm 1 \cdot 10^{-5}$ 1/м приводит к необходимости допустить маловероятные значения α_2'' и α_2' .

Таким образом, выбор аппроксимирующей формулы для амплитуды преломленной волны в виде

$$A = \frac{K}{x^n \left(1 - \frac{x_n}{x}\right)^{1/2}}$$

позволяет внести изменения в способы определения n , α и $\alpha_m - \alpha_k$.

Приведенные способы определения n , α и $(\alpha_m - \alpha_k)$ применимы в области действия асимптотических формул вида (3). В области действия точных формул (расстояния x определяются графиками фиг. 4) эти способы должны давать ошибочные результаты — переменные значения n и α . Преимущества предложенных способов перед применяемыми в настоящее время в сейсморазведке способами, состоит в том, что они основаны на другой аппроксимирующей формуле, которая становится справедливой при значительно меньших расстояниях, чем формула, на которой основаны существующие способы.

Описанные способы определения n и α так же, как и способы, приведенные в работах [13] и [16], применимы тогда, когда наблюдения прове-

дены либо при контролируемой чувствительности аппаратуры [19], либо когда чувствительность аппаратуры в каждой точке наблюдений сохраняется неизменной при получении встречных или нагоняющих систем. Для применения способа разности коэффициентов поглощения необходимо только, чтобы амплитуды сравниваемых волн при данном x снимались с одной и той же сейсмограммы.

Использование асимптотической формулы для отношения амплитуд двух преломленных волн позволяет оценить порядок величины коэффициента поглощения в покрывающей среде. При наличии на графиках $\ln A_2/A_1 = f(x)$ экстремальных точек по абсциссе этой точки может быть определена разность коэффициентов поглощения двух преломленных волн.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение асимптотических формул для амплитуд преломленных волн в среде с одной границей раздела, выведенных при разных предположениях о типах сред (твердые, жидкие) и для источников различных типов (гармонические, импульсные), позволяет установить определенное сходство в формулах.

В асимптотических формулах одинакова зависимость амплитуды от расстояния и глубины преломляющей границы, качественно сходна зависимость от отношения скоростей. Для твердых и жидких сред близки области действия асимптотических формул. Отсюда сделан вывод о возможности использования формулы для жидких сред и гармонических источников для качественной характеристики некоторых явлений, происходящих в твердых средах.

Рассмотрение областей действия точных и асимптотических формул показывает, что в преобладающем числе случаев, которые могут иметь место при сейсмической разведке и при глубинном сейсмическом зондировании, в области расстояний, больших расстояния до точки выхода преломленной волны в первые вступления, поведение амплитуды преломленной волны в функции расстояния подчиняется асимптотической формуле вида

$$A = \frac{K}{x^2 \left(1 - \frac{x_H}{x}\right)^{1/2}}.$$

В ряде случаев (большие H/λ) эта формула справедлива и в значительной области расстояний до выхода волны в первые вступления.

Амплитуда преломленных волн в твердых и жидких средах при $x = \text{const}$ увеличивается с увеличением отношения скоростей продольных волн. В точках, в которых постоянна разность времен прихода отраженной и преломленной волны, графики $A = A(p)$ имеют максимум, а при $p \rightarrow 0$ и при $p \rightarrow 1$ амплитуда $A \rightarrow 0$.

Наличие в средах поглощения существенно изменяет характер зависимости амплитуд от отношения скоростей. В начальной точке максимум

амплитуд сдвигается в сторону меньших p . Графики отношения амплитуд двух преломленных волн могут иметь экстремальные точки.

В результате проведенного рассмотрения формул для амплитуд преломленных волн введены изменения в способы количественной обработки амплитуд преломленных волн. Эти изменения связаны с использованием формулы для амплитуды преломленной волны вида

$$A = \frac{K}{x^n \left(1 - \frac{x_{11}}{x}\right)^{3/2}}.$$

Введены изменения в способы определения показателя степени функции расхождения n , коэффициента поглощения α_2 и разности коэффициентов поглощения $(\alpha_m - \alpha_k)$. Показано, что при сравнительно небольших удалениях от начальных точек измененные способы позволяют достигнуть более точных результатов, чем способы, применявшиеся ранее.

Предложены способы определения коэффициента поглощения α_1 в покрывающей среде и разности коэффициентов поглощения в преломляющих средах по графикам отношения амплитуд двух преломленных волн.

ЛИТЕРАТУРА

1. Материалы количественного изучения динамики сейсмических волн. Под редакцией Г. И. Петрашеня. Изд. ЛГУ, т. 1—2, 1957.
2. Г. И. П е т р а ш е н ь. Общая количественная теория отраженных и головных волн, возбуждающихся в слоистых средах с плоско-параллельными границами раздела. В сб.: «Вопросы динамической теории распространения сейсмических волн». I, Л., Гостоптехиздат, 1957.
3. Н. В. З в о л и н с к и й. Отраженные и головные волны, возникающие на плоской границе раздела двух упругих сред. I. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 10.
4. Н. В. З в о л и н с к и й. Отраженные и головные волны, возникающие на плоской границе раздела двух упругих сред. II. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1958, № 1.
5. Л. М. Б р е х о в с к и х. Отражение сферических волн от плоской границы раздела двух сред. ЖТФ, 1948, т. XVIII, вып. 4.
6. Л. М. Б р е х о в с к и х. Волны в слоистых средах. М., Изд-во АН СССР, 1957.
7. Л. П. З а й ц е в и Н. В. З в о л и н с к и й. Исследование осесимметричной головной волны, возникающей на плоскости раздела двух упругих жидкостей. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1951, № 5.
8. И. С. Б е р з о н и А. М. Е п и н а т ь е в а. О сейсмическом зондировании. Изв. АН СССР, серия геогр. и геофиз., 1950, № 6.
9. И. С. П а р х о м е н к о. Изучение на моделях интенсивности головной волны при ее прохождении через слой с повышенной скоростью. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1958, № 4.
10. А. М. Е п и н а т ь е в а. О преломленных волнах в средах со слабой скоростной дифференциацией. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1955, № 4.
11. А. М. Е п и н а т ь е в а. Экспериментальные данные о преломленных волнах в средах со слабой скоростной дифференциацией. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1955, № 4.

12. Л. М. Б р е х о в с к и х. Отражение сферических волн от слабых границ раздела. ЖТФ, 1948, т. XVIII, вып. 4.
13. Н. С. Б е р з о н. Определение показателя степени функции расхождения по сейсмическим данным. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1951, № 4.
14. Г. А. Г а м б у р ц е в [и др.]. Корреляционный метод преломленных волн. М., Изд-во АН СССР, 1952.
15. П. С. В е й ц м а н. Корреляция сейсмических волн при глубинном сейсмическом зондировании земной коры. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 12.
16. Ю. П. В а с и л ь е в. Об определении коэффициента поглощения сейсмических волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1951, № 4.
17. А. М. Е п и н а т ь е в а. Способ определения разности коэффициентов поглощения сейсмических волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1952, № 3.
18. Ю. В. Р и з н и ч е н к о. О расхождении и поглощении сейсмических волн. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, вып. 35 (162), 1956.
19. Н. С. Б е р з о н. О выявлении динамических особенностей сейсмических записей при различных соотношениях чувствительности каналов. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1951, № 6.
20. V. S e r v e n y. The reflection of spherical elastic waves at a plane boundary. Тр. геофиз. ин-та Чехословацкой Академии наук. Геофизический сборник, 1956.
21. V. S e r v e n y. Об амплитудах преломленных волн. *Studia geophys. et geodes.*, № 1, 1957.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

Ю. И. Васильев

**НЕКОТОРЫЕ СЛЕДСТВИЯ ИЗ АНАЛИЗА КОЭФФИЦИЕНТОВ
ОТРАЖЕНИЯ И ПРЕЛОМЛЕНИЯ УПРУГИХ ВОЛН**

Сформулирован ряд общих выводов относительно зависимости модулей коэффициентов отражения и преломления упругих волн на границе раздела двух твердых, идеально упругих, однородных сред от угла падения волны и параметров, характеризующих свойства среды. Выводы основаны на расчетных данных.

Соотношение амплитуд различных волн, возникающих и распространяющихся в слоистой среде, как известно, определяется в значительной степени численными значениями коэффициентов отражения и преломления. Это справедливо как для плоских, так и для сферических волн, причем как для стационарных, так и для импульсных колебаний. И в точные, и в приближенные (асимптотические, справедливые вблизи фронта волны) выражения для величин смещений во всех этих случаях входят одни и те же коэффициенты отражения и преломления.

К настоящему времени накоплено большое количество расчетных материалов и проведен детальный анализ коэффициентов для отдельных частных случаев. Достаточно общий анализ накопленных данных с целью установления основных закономерностей, определяющих зависимость различных коэффициентов отражения и преломления от параметров, характеризующих свойства среды, и от угла падения волны, отсутствует. Нашей целью являлось проведение такого, по возможности, общего анализа имеющихся расчетных данных. При этом потребовалось провести некоторые дополнительные расчеты, так как выяснилось, что влияние ряда параметров на коэффициенты отражения и преломления ранее было рассмотрено недостаточно полно.

Проведение такого исследования должно быть полезным для более широкого использования при интерпретации динамических характеристик сейсмических волн. Оно необходимо также для обоснования комбинированного метода сейсмической разведки, основанного на совместном использовании продольных и обменных волн, и для решения основных вопросов методики такого комбинированного метода. Последняя цель представляла для нас особенно большой интерес. В связи с этим значительное внимание уделено, в частности, исследованию зависимости коэффици-

циентов отражения и преломления от значений коэффициента Пуассона σ_1 и σ_2 в контактирующих средах. Как будет показано далее, эти величины могут оказывать существенное влияние на значения коэффициентов отражения и преломления обменных волн. Вместе с тем сама изменчивость величины σ в реальных средах начинает выясняться в связи с развитием работ по обменным (продольно-поперечным) и поперечным волнам.

Нами рассматривались здесь лишь модули коэффициентов отражения и преломления (которые являются, вообще, комплексными величинами), соответствующих границам раздела однородных идеально упругих сред. На основании анализа коэффициентов, проведенного для одной границы раздела сред, делаются некоторые выводы о динамических особенностях волн разных типов и в многослойной среде.

§ 1. ОБЗОР РАНЕЕ ПРОВЕДЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Теоретические работы. В разработке теории отражения и преломления упругих волн участвовало большое число исследователей. Ограничимся самыми краткими замечаниями по истории вопроса.

Простейшие задачи — отражение и преломление плоских стационарных волн на плоской границе раздела — рассматривались еще в прошлом веке. Обзор этих исследований дается в работах [1, 2]. Большинство авторов, упомянутых в [1, 2], занималось решением лишь частных задач, задаваясь теми или иными упрощающими предположениями о свойствах сред или о направлении распространения падающей волны. Так, например, Грин [3] рассмотрел случай, когда отличаются лишь плотности ρ_1 и ρ_2 в средах, разделенных границей, а скорости одинаковы. Первые общие уравнения без таких упрощающих предположений были составлены Ноттом [4]. Они устанавливают распределение энергии волны, падающей на границу раздела, между образующимися при этом отраженными и преломленными волнами. Коэффициенты отражения и преломления в уравнениях Нотта выражаются как отношение энергии отраженной или преломленной волны к энергии падающей волны. Аналогичная система уравнений была затем составлена Цёпритцем [5]; в его уравнениях коэффициенты отражения и преломления представлены как отношение смещений соответствующих волн.

Гоголадзе [4], пользуясь методом Соболева, получил общее решение задачи об отражении и преломлении плоских волн на плоской границе для случая нестационарных колебаний.

Отражение и преломление сферических волн на плоской границе раздела рассматривалось рядом авторов. Решение получено различными методами. Обзор этих работ дается в [6]. Найдено асимптотическое решение и для случая криволинейной границы раздела [7]. Результаты, полученные для одной границы раздела, обобщены на случай многослойной среды с произвольным числом границ раздела, разделяющих «толстые» слои [8], и разработана простая методика расчета теоретических сейсмограмм [9, 10, 11].

Формулы для коэффициентов отражения и преломления, которые могут быть получены из системы уравнений Нотта или Цёпритца, воспроизводятся во многих работах [1, 6, 8, 12 и др.]. Они имеют крайне громоздкий вид, что затрудняет аналитическое исследование их и непосредственное вычисление коэффициентов. В связи с этим было предпринято несколько попыток получить приближенные формулы для коэффициентов отражения и преломления [13, 14 и др.]. Однако приближенные формулы имеют ограниченную и недостаточно определенную область применения (см., например, замечания о предложении Джеффрейса в [15, 16]), а в ряде случаев [14] остаются, кроме того, и довольно сложными. Поэтому исследование и анализ формул для коэффициентов отражения и преломления с целью получения физических следствий проводилось всегда путем численных расчетов по точным формулам. Заметим, что значения коэффициентов отражения и преломления упругих волн зависят в общем случае от угла падения волны на границу раздела и от четырех параметров, описывающих свойства среды: a_1/a_2 , ρ_1/ρ_2 , a_1/b_1 и a_2/b_2 (где a_1 и a_2 — скорости продольных, а b_1 и b_2 — скорости поперечных волн в первой и второй средах). Два последние отношения могут быть заменены соответствующими значениями коэффициентов Пуассона σ_1 и σ_2 .

Можно отметить, что при $a_1 = a_2$ и $b_1 = b_2$, но $\rho_1 \neq \rho_2$ выражения для коэффициентов отражения и преломления сильно упрощаются и зависят лишь от угла падения волны и параметров ρ_1/ρ_2 и $\sigma_1 = \sigma_2$. Однако даже и в этом случае они оказываются, пожалуй, слишком громоздкими для аналитического исследования.

2. *Расчетные данные.* Для обозначения углов падения, отражения и преломления, а также коэффициентов отражения и преломления введем систему обозначений, принятую во многих из перечисленных выше работ. Углы будем обозначать двумя значками (например rt), где первый значок e , r или d соответствует падающей, отраженной или преломленной (проходящей) волне, а второй значок l или t определяет продольный или поперечный тип волны. Выражения для коэффициентов отражения и преломления будут соответственно иметь вид A_{rt}/A_{el} и т. п., что обозначает величину отношения смещений в соответствующих волнах.

Численные значения коэффициентов отражения и преломления для некоторых частных случаев строения среды, представляющих интерес преимущественно в сейсмологии, были опубликованы в статьях [4, 13, 15, 17 и др.]. Так, у Блюта приводятся величины коэффициентов отражения и преломления во всем диапазоне углов падения для следующих типов границ раздела: покрывающие породы — гранит, гранит — базальт, базальт — дунит и лед — скала.

В целой серии статей [13, 17, 18, 19 и др.]¹ содержатся данные о коэф-

¹ Графики Аренберга [18] воспроизводятся в книге Бреховских [12] с ошибочной ссылкой на Шоха [20], который сам заимствовал их из [18]. Содержание работы [19] полностью перекрывается содержанием ранее опубликованных статей [17 и 18].

коэффициентах отражения на свободной границе или же графики, иллюстрирующие зависимость вертикальной и горизонтальной компонент смещения свободной поверхности от углов падения el и et при различных значениях σ [21].

Первые таблицы коэффициентов отражения и преломления упругих волн, имеющие достаточно общий характер, были опубликованы Мускатом и Мересом [22]. Они охватывали диапазон отношения скоростей a_1/a_2 в контактирующих средах от 0,5 до 2,0 (с шагом 0,25) и диапазон отношения плотностей ρ_1/ρ_2 от 0,7 до 1,3 (с шагом 0,1), но были ограничены весьма узкой областью малых углов падения. Значение σ также было принято неизменным, равным 0,25. Опубликованные значительно позже данные Нейфа [23] явились некоторым дополнением таблиц [22]. В [23] рассмотрены значения $a_1/a_2 = 2,5; 3,0; 3,5$, и расчеты выполнены для всей области углов падения el и et от 0 до 90° . Однако σ по-прежнему было выбрано неизменным (0,25), несмотря на то, что автор предполагал использовать свои таблицы для случая водонасыщенных морских осадков, находящихся в контакте с коренными породами. Первым, кто попытался проанализировать влияние параметра σ на значения коэффициентов отражения в случае границы двух твердых сред, был, по-видимому, Коффед [24]. Он опубликовал серию графиков коэффициентов отражения A_{rt}/A_{el} для величин σ_1 и σ_2 от 0,15 до 0,50 в различных комбинациях. Область углов падения el , так же, как и в [22], была ограничена ($0-30^\circ$), и значения a_1/a_2 изменялись в очень небольших пределах (от 0,8 до 1,25).

Первыми таблицами коэффициентов отражения и преломления упругих волн, опубликованными в СССР, были таблицы, составленные в Ленинградском отделении Математического института АН СССР [25]. Они являются значительно более полными, чем все опубликованные ранее данные. В них рассматривается вся область углов падения el и et от 0 до 90° и учтено влияние всех параметров, включая и σ . Приводятся и модули и аргументы комплексных в общем случае коэффициентов отражения и преломления. В III томе «Материалов» коэффициенты отражения и преломления представлены в графическом виде, удобном для анализа с целью установления общих закономерностей. Некоторые графические материалы, далеко не исчерпывающие содержания таблиц [25], воспроизводятся в статье [10]¹, причем они перекрывают содержание таблиц

¹ И в [25] и в [10] значения коэффициентов отражения и преломления даются «в потенциалах», а не в виде отношения смещений соответствующих волн; существует простой переход от одних коэффициентов к другим. Для этого коэффициенты для потенциалов достаточно умножить: $\left(\frac{A_{rt}}{A_{el}}\right)_{\text{потенц}}$ на $\frac{a_1}{b_1}$; $\left(\frac{A_{dl}}{A_{el}}\right)_{\text{потенц}}$ на $\frac{a_1}{a_2}$; $\left(\frac{A_{dl}}{A_{el}}\right)_{\text{потенц}}$ на $\frac{a_1}{b_2}$; $\left(\frac{A_{rt}}{A_{et}}\right)_{\text{потенц}}$ на $\frac{b_1}{a_1}$; $\left(\frac{A_{dl}}{A_{et}}\right)_{\text{потенц}}$ на $\frac{b_1}{b_2}$; $\left(\frac{A_{dl}}{A_{et}}\right)_{\text{потенц}}$ на $\frac{b_1}{a_2}$. Коэффициенты отражения $\left(\frac{A_{rt}}{A_{el}}\right)_{\text{потенц}}$ и $\left(\frac{A_{rt}}{A_{et}}\right)_{\text{потенц}}$ остаются без изменения.

Муската, Мереса и Нейфа, вместе взятых, уступая им несколько лишь в детальности. Соотношение скоростей a_1/a_2 в [10] изменяется от 1/4,8 до 4,8 (1/4,8; 1/2,5; 1/1,8; 1/1,3; 1,3; 1,8; 2,5; 4,8). Каждому значению a_1/a_2 соответствует определенное значение параметра ρ_1/ρ_2 (1/1,30; 1/1,24; 1/1,13; 1/1,04; 1,04; 1,13; 1,24; 1,30). Величина σ принята равной 0,25. Рассмотрен и случай падающей P и случай падающей S волны. Углы падения el и et изменяются от 0 до 90° .

3. *Исследование зависимости модуля коэффициентов отражения и преломления от параметров, характеризующих свойства среды, и от угла падения волны.* Общий анализ имеющихся расчетных данных с целью установления основных закономерностей, определяющих зависимость коэффициентов отражения и преломления от угла падения волны (el или et) и от всех параметров: a_1/a_2 , ρ_1/ρ_2 , σ_1 и σ_2 , не проводился. По этому вопросу имеются лишь отдельные заключения общего характера, основанные к тому же во многих случаях на рассмотрении отдельных примеров. Одной из наиболее значительных работ, посвященных такому анализу расчетных данных, является опубликованная уже после окончания настоящей статьи работа Горбатовой [26]. Однако и в ней рассматриваются лишь коэффициенты отражения и преломления однородных продольных волн A_{rl}/A_{el} и A_{dl}/A_{el} и лишь при углах падения, меньших предельного (если предельный угол отсутствует, рассмотрение ограничивается областью углов падения $el \leq 37^\circ$).

Все имеющиеся в разных работах выводы можно объединить следующим образом.

1. Графики коэффициентов отражения и преломления характеризуются резкими изменениями в области предельных углов, в то время как во всей остальной области они изменяются довольно плавно (см. более подробные замечания в [27]). При этом, как подчеркнула Малиновская [11], в области углов, больших предельного, при расчете интенсивности нужно учитывать, что изменение амплитуды связано не только с изменением модуля коэффициента, но и с изменением формы волны.

2. Коэффициент отражения A_{rl}/A_{el} медленно убывает при увеличении угла падения el (при $\sigma = 0,25$ и небольших углах падения) [28]. При определенных значениях σ_1 и σ_2 может иметь место также и увеличение коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} с увеличением угла el [24]. За предельным углом (при $a_1/a_2 < 1$) в некоторой сравнительно небольшой области углов падения происходит увеличение амплитуды отраженной волны PP , связанное с увеличением модуля коэффициента A_{rl}/A_{el} [29]. В [24 и 29] высказываются соображения о возможности использования этой зависимости коэффициента отражения от угла падения для изучения параметров сред, разделенных отражающей границей (по амплитудам отраженных волн PP при разных расстояниях от пункта взрыва).

3. Коэффициент отражения A_{rl}/A_{el} тем больше, чем больше величина отношения a_1/a_2 отличается от единицы (но крайней мере, при не очень больших углах el).

4. Коэффициент преломления A_{dl}/A_{el} слабо зависит от параметров σ_1 и σ_2 [26]. Этот вывод, так же как и следующий, был получен при рассмотрении указанной выше области не очень больших углов падения ($el < 37^\circ$ при $a_1/a_2 > 1$ или меньше предельного угла).

5. Коэффициент отражения A_{rl}/A_{el} при $a_1 < a_2$ в основном зависит от параметра σ_2 и слабо зависит от параметра σ_1 ; при $a_1 > a_2$ он зависит от величины обоих этих параметров¹ [26].

6. Коэффициенты отражения и преломления обменных волн стремятся к нулю при el или et , стремящихся к нулю.

7. Коэффициенты отражения и преломления обменных волн больше в случае резкой скоростной дифференциации (вывод основан на рассмотрении отдельных примеров) [15, 30]. В случае $a_1 = a_2$ и $b_1 = b_2$, но $\rho_1 \neq \rho_2$ коэффициенты отражения A_{rl}/A_{el} могут быть довольно велики, и обменные отраженные волны PS должны нести заметную долю энергии (при большом различии в ρ_1 и ρ_2 ; рассмотрен единственный случай: $\rho_1/\rho_2 = 0,4$ и $a_1 = a_2$, $b_1 = b_2$, соответствующий поверхности Вихерта) [13].

8. График коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} от свободной границы в функции угла el дважды проходит через ноль при $\sigma = 0,25$ [13]. Он касается оси абсцисс при $\sigma = 0,2631$ [17]². Параметр σ оказывает большое влияние на величину коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} от свободной границы, он определяет также величину угла el , при котором наступает экстремум этого коэффициента [18].

Очевидно, что эти заключения являются весьма неполными. Они касаются преимущественно продольных отраженных волн PP . Неясно, что происходит со всеми коэффициентами при достаточно больших углах падения (даже для случая падающей P -волны и $a_1 > a_2$, когда предельные углы отсутствуют). Влияние параметра σ установлено вообще лишь для коэффициентов отражения A_{rl}/A_{el} и A_{dl}/A_{el} . Между тем, уже из этого анализа выясняется, что роль этого параметра довольно велика. Недостаточно ясно также насколько существенно влияние на коэффициенты отражения и преломления параметра ρ_1/ρ_2 .

§ 2. ЗАВИСИМОСТЬ КОЭФФИЦИЕНТОВ ОТРАЖЕНИЯ И ПРЕЛОМЛЕНИЯ УПРУГИХ ВОЛН ОТ УГЛА ПАДЕНИЯ И ПАРАМЕТРА a_1/a_2

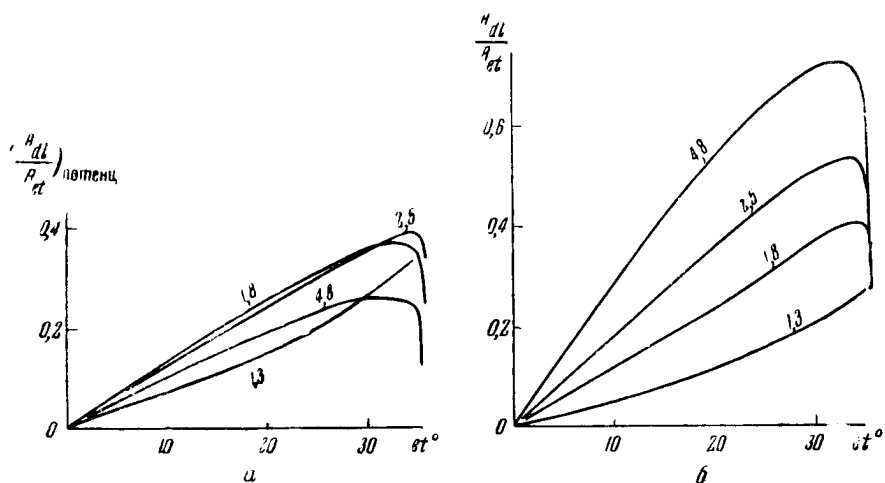
Воспользуемся опубликованными в [10] наиболее полными к настоящему времени графическими материалами, чтобы сформулировать некоторые общие закономерности в поведении коэффициентов отражения и преломления в функции угла падения волны и параметра a_1/a_2 . Влияние параметра ρ_1/ρ_2 нами специально не исследовалось. Можно полагать, что поскольку на практике величина отношения ρ_1/ρ_2 обычно мало отличается от единицы, то роль этого параметра в большинстве случаев не

¹ Этот вывод будет далее несколько изменен.

² Это, по-видимому, единственный пример аналитического исследования зависимости коэффициента отражения или преломления от того или иного аргумента.

будет очень существенной. Вопрос о влиянии параметров σ_1 и σ_2 или соответствующих им параметров a_1/b_1 и a_2/b_2 на коэффициенты отражения и преломления подробно разбирается в следующем параграфе.

Укажем еще раз, что мы будем рассматривать здесь только модули коэффициентов, так как именно они определяют наиболее важную особенность — амплитуду волны. Анализ изменений формы волны должен явиться следующим шагом. Заметим, что исследование модуля коэффициентов полностью сохраняет свое значение и для области углов падения, больших предельного, хотя там изменение амплитуды волны связано



Фиг. 1. Графики коэффициента преломления A_{dl}/A_{et} для потенциалов (а) и для смещений (б) в функции угла падения et . Параметр кривых — отношение

$$\text{скоростей } a_1/a_2; \frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2} = 1,73.$$

и с изменением формы. Однако, графики, приведенные в [11], показывают, что изменение формы импульса существенно влияет лишь на амплитуду той или иной «фазы» импульса, в то время как максимальная амплитуда изменяется незначительно.

Окончательные графики коэффициентов, на основании которых делались все выводы, несколько отличаются от графиков [10]: 1) значения коэффициентов отражения и преломления «в потенциалах» представлены как отношения смещений соответствующих волн; 2) взяты модули этих коэффициентов. Графики коэффициентов отражения и преломления «в смещениях» имеют более ясный физический смысл, чем «в потенциалах». Кроме того, они имеют в ряде случаев и более закономерный характер (фиг. 1)¹, что облегчает, в частности, интерполяцию. Окончательные

¹ Здесь и на всех других фигурах изображены модули коэффициентов, и принято, что при увеличении a_1/a_2 увеличивается и отношение плотностей ρ_1/ρ_2 , так, что между ними существует следующее соответствие:

a_1/a_2	1,3	1,8	2,5	4,8
ρ_1/ρ_2	1,04	1,13	1,24	1,30

графики полностью здесь не приводятся¹, анализируются же все материалы:

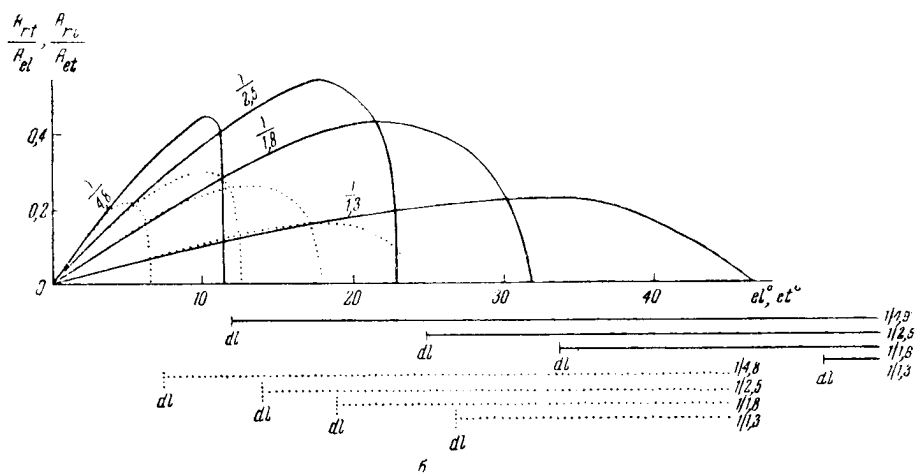
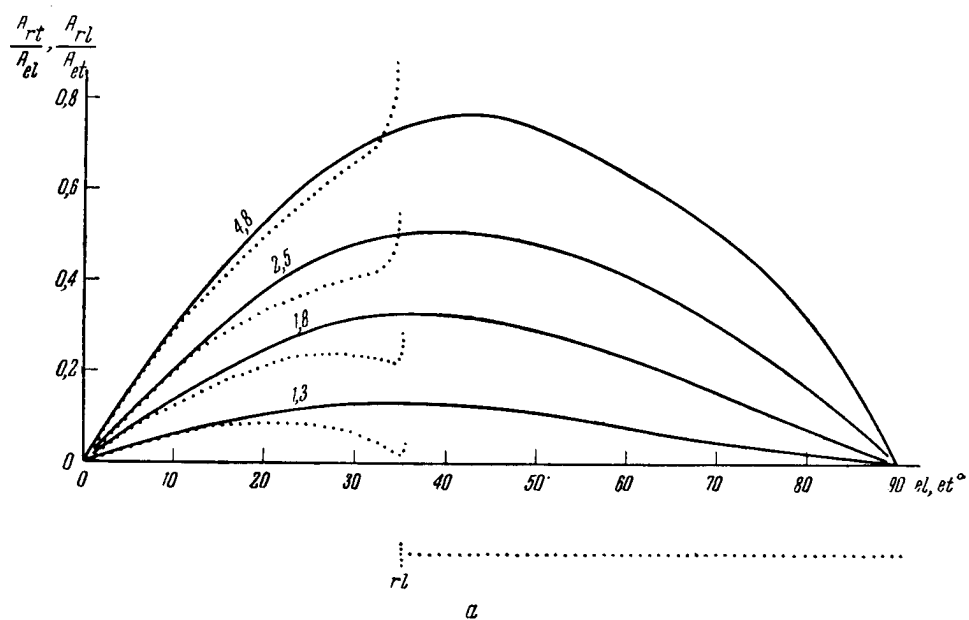
1. *Зависимость коэффициентов отражения и преломления от угла падения волны на границу раздела.* На основании рассмотрения указанных выше материалов могут быть сформулированы следующие общие выводы:

1. Коэффициенты отражения и преломления как однородных волн, так и волн смешанного типа изменяются при изменении угла падения el или et на границу раздела. Однако при малых углах падения эта зависимость коэффициентов от угла падения количественно сильно различается для однородных и обменных волн: коэффициенты отражения и преломления однородных волн слабо зависят от угла падения, а коэффициенты отражения и преломления обменных волн быстро растут при увеличении el и et . При этом все коэффициенты отражения однородных волн убывают при увеличении el и et , коэффициенты преломления однородных волн также убывают при увеличении el , если $a_1 > a_2$, но растут при увеличении el , если $a_1 < a_2$. Коэффициенты отражения A_{rt}/A_{el} при $a_1 > a_2$ (когда предельные углы отсутствуют) достигают максимума при $el \approx 35 \div 45^\circ$, а коэффициенты преломления A_{dt}/A_{el} (также при $a_1 > a_2$) имеют наибольшую величину при el около 60° . Все остальные коэффициенты отражения и преломления обменных волн, а также и коэффициенты A_{rt}/A_{el} , A_{dt}/A_{el} при $a_1 < a_2$ в общем растут при увеличении el или et вплоть до первого предельного угла, исключая лишь область углов, близких к предельному, где характер графиков коэффициентов отражения и преломления в ряде случаев очень прихотлив. Обычно эта область невелика, но иногда начинается при углах падения на $10 \div 15^\circ$ меньших предельного.

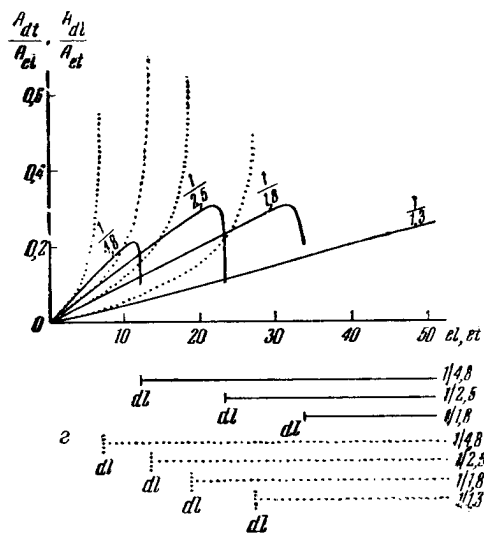
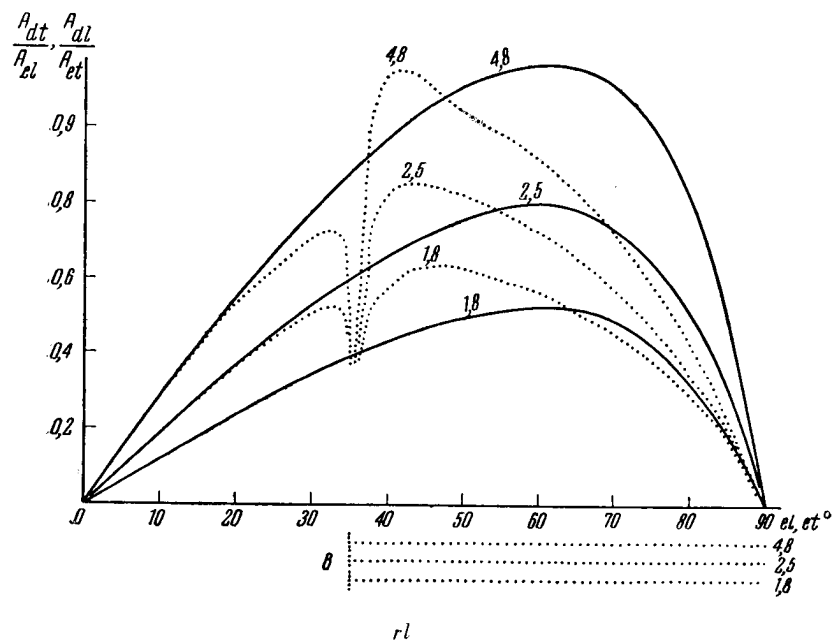
2. При углах падения, меньших предельного и не слишком близких к нему, коэффициенты отражения A_{rt}/A_{el} и A_{rl}/A_{et} мало отличаются друг от друга при одних и тех же углах падения: $el = et$. Этот вывод сохраняет свою силу и в отношении коэффициентов преломления обменных волн A_{dt}/A_{el} и A_{dl}/A_{et} (фиг. 2).

3. Величина отношения коэффициентов отражения A_{rt}/A_{el} и A_{rl}/A_{et} и величина отношения коэффициентов преломления A_{dt}/A_{el} и A_{dl}/A_{et} при $a_1 > a_2$ увеличивается плавно при увеличении угла падения el и достигает максимума при $el = 45 \div 60^\circ$, в первом случае, и $el \approx 80^\circ$, во втором (фиг. 3). Очевидно, именно в этой области углов падения el для обменных отраженных и преломленных (проходящих) волн PS будет иметь место наиболее выгодное соотношение амплитуд A_{PS}/A_{PP} . Величина отношения этих же коэффициентов при $a_1 < a_2$, а также величины

¹ Они собраны в приложении к отчету: Васильев Ю.И., Молотова Л.В., Иванова Т.Г., Ковалев О.И. Отчет об исследованиях по теме «Изучение кинематических и динамических особенностей обменных и поперечных преломленных волн в 1955 г.», фонды Института физики Земли АН СССР. Там же был проведен и анализ этих материалов. В случае необходимости все графики коэффициентов отражения и преломления «в смещениях» могут быть легко рассчитаны на основании данных работы [10].



Фиг.2. Графики коэффициентов отражения A_{rt}/A_{el} (сплошная линия) и A_{rl}/A_{et} (пунктирная) в функции угла el или et . Параллельно рисунку вертикальным штрихом отмечены значения пре-



линия) (а, б) и коэффициентов преломления A_{dt}/A_{el} (сплошная линия) и A_{dl}/A_{et} (пунктирная линия) метр кривых a_1/a_2 , $\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2} = 1,73$.

дельных углов и указано, какому типу волны они соответствуют

отношения всех других коэффициентов отражения и преломления обменных и однородных волн (A_{rl}/A_{et} и A_{rt}/A_{et} ; A_{dl}/A_{et} и A_{dt}/A_{et}) тоже растут при увеличении угла падения, но лишь в области углов меньших и не слишком близких к первому предельному углу; далее характер графиков сильно усложняется. Интересно отметить, что для случая $a_1 > a_2$ отношение коэффициентов преломления A_{dt}/A_{el} и A_{dl}/A_{el} при $el > 80^\circ$ уменьшается и стремится при $el \rightarrow 90^\circ$ к величине, равной отношению коэффициента образования головной волны PPS к коэффициенту образования головной волны PPP при тех же значениях a_1/a_2 и ρ_1/ρ_2 (в отличие от общепринятой системы обозначений здесь a_1 — скорость в среде ниже преломляющей границы, в которой распространяется скользящая — падающая волна, а a_2 — скорость в покрывающей среде). Таким образом, наиболее благоприятная для обменных волн величина отношения амплитуд $A_{P_{12}}/A_{P_{12}}$ достигается не в случае головных волн (т. е. не при $el = 90^\circ$), а в случае проходящих волн, хотя и при больших углах падения, очень близких к 90° . Можно показать путем прямого сопоставления соответствующих формул, что вообще имеют место следующие соотношения

$$\frac{K_{PPS}}{K_{PPP}} = \frac{K_{SPS}}{K_{SPP}} = \lim_{el \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dt}}{A_{el}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{PSP}}{K_{SSS}} = \lim_{dt \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dt}}{A_{el}}}{\frac{A_{dt}}{A_{et}}} \cdot \lim_{et \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{SSP}}{K_{SSS}} = \frac{K_{PSP}}{K_{PSS}} = \lim_{el \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{el}}}{\frac{A_{dt}}{A_{et}}},$$

$$\frac{K_{PSS}}{K_{SSP}} = \lim_{dt \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dt}}{A_{el}}}{\frac{A_{dt}}{A_{et}}} \cdot \lim_{et \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{SPP}}{K_{PPP}} = \frac{K_{SPS}}{K_{PPS}} = \lim_{dl \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{SSS}}{K_{PPP}} = \lim_{dl=dt \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dt}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}} \cdot \lim_{el=et \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{PSS}}{K_{SSS}} = \frac{K_{PSP}}{K_{SSP}} = \lim_{dt \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dt}}{A_{el}}}{\frac{A_{dt}}{A_{et}}},$$

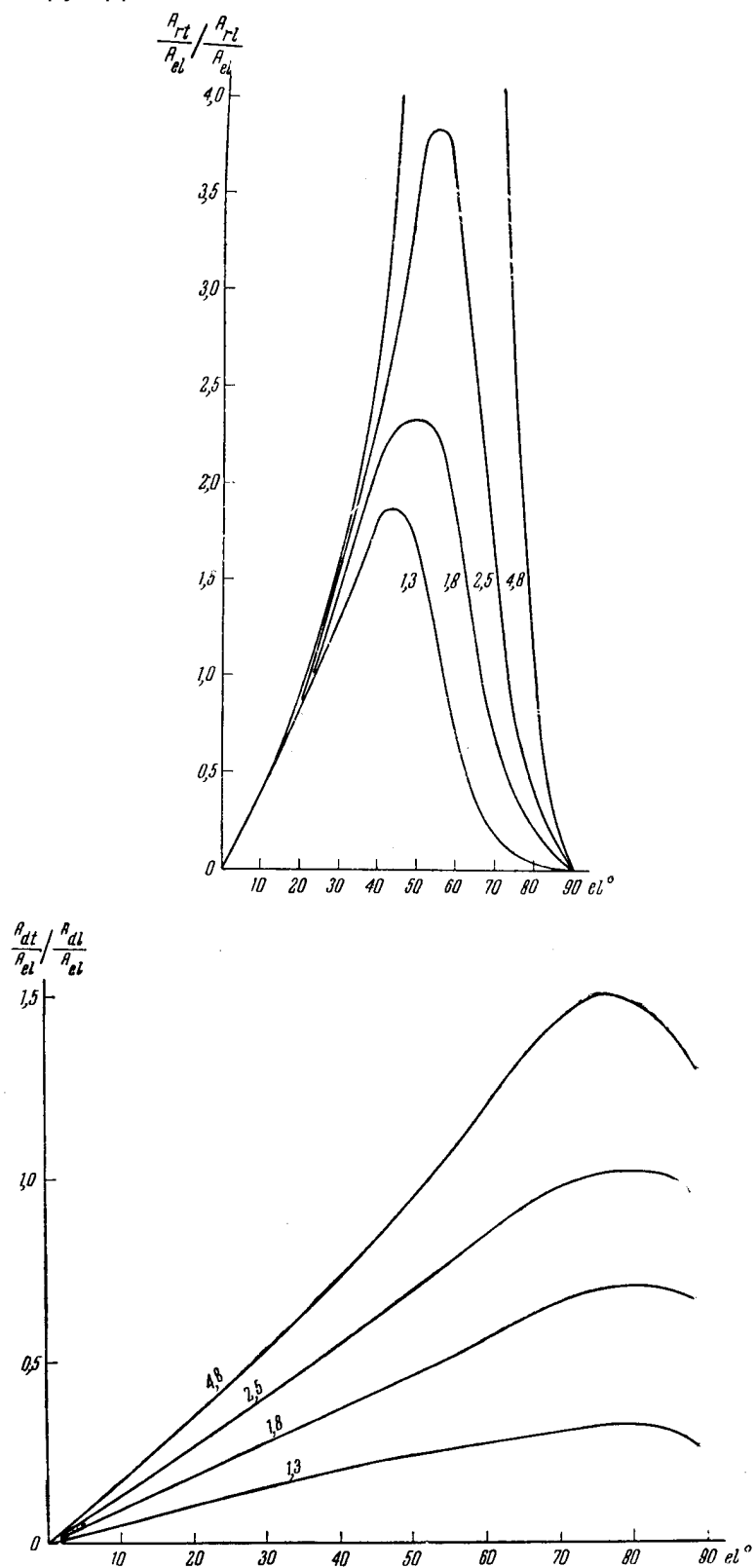
$$\frac{K_{SSP}}{K_{PPP}} = \lim_{dl=dt \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dt}}{A_{el}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}} \cdot \lim_{el=et \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{SPS}}{K_{PPP}} = \lim_{dl \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}} \cdot \lim_{el \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{PSP}}{K_{PPP}} = \lim_{dl=dt \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dt}}{A_{el}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}} \cdot \lim_{el=et \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{SPP}}{K_{PPS}} = \lim_{dl \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}} \cdot \lim_{el \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$

$$\frac{K_{PSS}}{K_{PPP}} = \lim_{dl=dt \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dt}}{A_{el}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}} \cdot \lim_{el=et \rightarrow 90^\circ} \frac{\frac{A_{dl}}{A_{et}}}{\frac{A_{dl}}{A_{el}}},$$



Фиг. 3. Графики отношения коэффициентов отражения $\frac{A_{rt}}{A_{el}} / \frac{A_{rl}}{A_{el}}$ и коэффициентов преломления $\frac{A_{dt}}{A_{el}} / \frac{A_{dl}}{A_{el}}$ обменных и однородных волн в функции угла el .

где K — коэффициент образования соответствующей головной волны. Как показал Г. С. Подъяпольский [31], подобным же образом любой коэффициент образования головной волны может быть выражен через предельные значения определенных коэффициентов преломления. Этот результат имеет тем большее значение, что он позволяет в принципе существенно ограничить число величин, которые необходимо исследовать при рассмотрении вопроса о соотношении амплитуд различных волн, возникающих в слоистых средах.

Все перечисленные выше выводы справедливы при тех значениях параметров, для которых рассчитаны кривые в работе [10] (см. § 1 настоящей статьи), т. е. в достаточно широкой для практических целей области значений a_1/a_2 , но при $\sigma_1 = \sigma_2 = 0,25$.

II. Зависимость коэффициентов отражения и преломления от параметра a_1/a_2 .

1. Коэффициенты отражения однородных волн A_{rl}/A_{el} и A_{rt}/A_{et} возрастают при увеличении скачка в скоростях a_1/a_2 . Эта закономерность имеет место и при $a_1 > a_2$ и при $a_1 < a_2$, если углы падения меньше предельного и не слишком близки к нему. Для коэффициента A_{rl}/A_{el} при $a_1 > a_2$ (когда предельные углы отсутствуют) она не выполняется также и при очень больших углах $el > 50^\circ$.

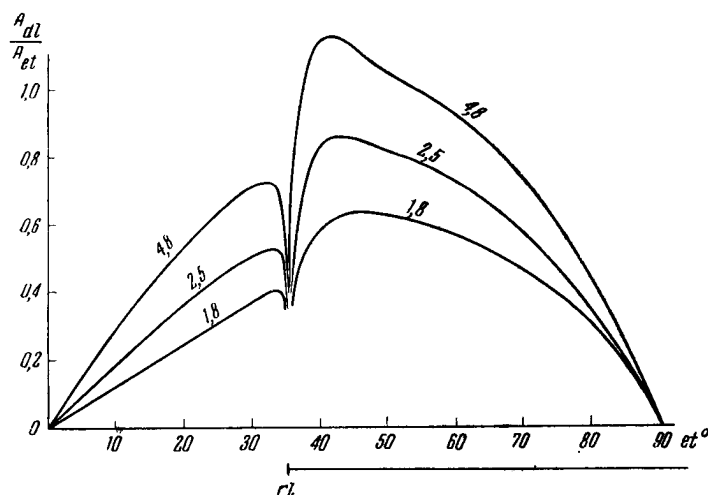
2. Коэффициенты преломления однородных волн A_{dl}/A_{el} и A_{dt}/A_{et} возрастают при увеличении скачка в скоростях лишь в том случае, когда $a_1 > a_2$, причем для коэффициента A_{dl}/A_{el} это выполняется в области углов $el < 60 \div 65^\circ$. Если $a_1 < a_2$, эти коэффициенты наоборот убывают по мере того, как величина отношения a_1/a_2 все более и более отличается от единицы. Этот вывод также справедлив только в области углов падения, меньших предельного.

3. В случае обменных волн и коэффициенты отражения и коэффициенты преломления всегда (как при $a_1 > a_2$, так и при $a_1 < a_2$) возрастают при увеличении скачка в скоростях a_1/a_2 . Эта закономерность имеет место при всех углах падения, за исключением значений el или et , близких к предельному углу, где характер графиков коэффициентов отражения и преломления очень прихотлив. Этот вывод сохраняет в основном свою силу и для углов падения, больших предельного, если волны данного типа кинематически возможны в этой области углов падения (фиг. 4)¹.

Коэффициенты образования обменных головных волн наиболее интересующих нас типов PPS и SPS (см. [30]) подчиняются той же зависимости (см. соответствующие графики в [41]).

¹ В данном случае обменные преломленные волны кинематически возможны во всей области el от 0 до 90° . Отметим также, что (здесь и на других фигурах) разрыв на графиках в области предельного угла обусловлен чисто техническими причинами; на самом деле величины коэффициентов отражения и преломления имеют здесь конечное, вполне определенное значение.

4. Коэффициенты преломления обменных волн A_{dl}/A_{el} и A_{dl}/A_{et} обычно меньше соответствующих коэффициентов преломления однородных волн A_{dl}/A_{el} и A_{dl}/A_{et} (за исключением углов падения, близких к предельному). Обменные проходящие волны превосходят по амплитуде смещения



Фиг. 4. Графики коэффициента преломления A_{dl}/A_{et} в функции угла падения et .

Выше рисунка вертикальным штрихом отмечен предельный угол.

волны однородного типа лишь в случае очень резкого скачка в скоростях на границе раздела и в узкой области довольно больших углов падения (см., например, фиг. 3).

Этот вывод справедлив и за предельным углом, но в той области, где кинематически возможно существование волн данного типа (фиг. 5)¹.

Коэффициент образования головной волны PPS больше коэффициента образования головной волны PPP примерно при $a_1/a_2 \leq 0,4$ [11]², (здесь a_2 — скорость в среде, покрывающей преломляющую границу).

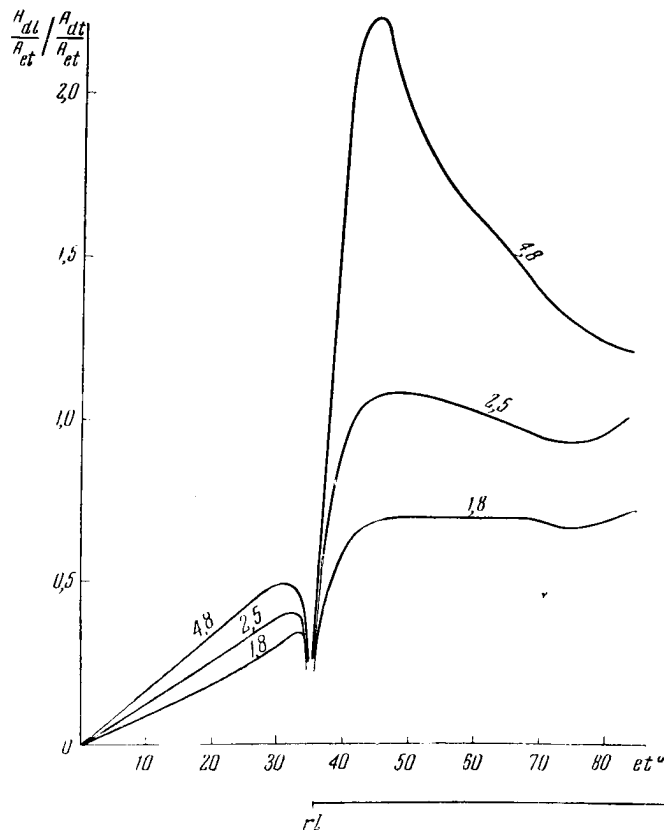
5. Коэффициенты отражения обменных волн A_{rl}/A_{el} и A_{rl}/A_{et} обычно также меньше соответствующих коэффициентов отражения однородных волн A_{rl}/A_{el} и A_{rl}/A_{et} (при одних и тех же углах падения и если рассматривается область углов, меньших предельного), но лишь при $a_1 < a_2$. Если $a_1 > a_2$, то обменные отраженные волны могут превосходить по амплитуде однородные волны даже при не очень больших величинах отношения $a_1/a_2 = 1,3; 1,8$ (фиг. 3). При малых углах падения $el < 30^\circ$,

¹ Оба типа преломленных (проходящих) волн, для которых составлено отношение коэффициентов преломления на фиг. 5, кинематически возможны во всей области углов et от 0 до 90° .

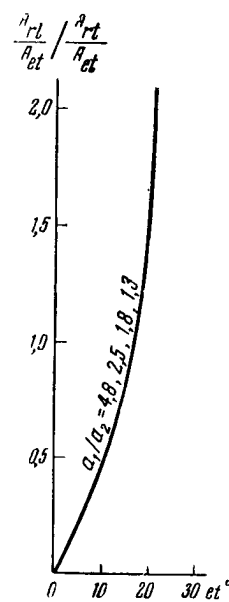
² Коэффициенты интенсивности головной волны в [11] рассчитаны для потенциалов. Чтобы перейти к коэффициентам для смещений необходимо умножить K_{PPS} на множитель a_1/b_2 ; K_{PPP} остается без изменения.

$et < 20^\circ$ величина отношения a_1/a_2 вообще не оказывает заметного влияния на величину отношения коэффициентов $\frac{A_{rt}}{A_{el}} / \frac{A_{rl}}{A_{el}}$ и $\frac{A_{rl}}{A_{el}} / \frac{A_{rt}}{A_{el}}$ (фиг. 3а, б)¹.

III. Некоторые замечания о динамических особенностях обменных преломленных волн в слоистых средах. Результат, сформулированный в п. 4 этого параграфа, имеет важное значение для многослойных сред, когда



Фиг. 5. Графики отношения коэффициентов преломления $\frac{A_{el}}{A_{et}} / \frac{A_{rt}}{A_{el}}$ обменных и однородных волн в функции угла падения et .



Фиг. 6. График отношения коэффициентов отражения $\frac{A_{rl}}{A_{el}} / \frac{A_{rt}}{A_{el}}$ обменных и однородных волн в функции угла падения et .

кинематически возможно существование обменных преломленных (головных) волн, изменивших свой тип несколько раз (на преломляющей границе и на промежуточных границах раздела). Если отвлечься от рассмотрения роли поглощения сейсмической энергии, то из этого пункта

¹ На фиг. 6 кривые для различных значений параметра a_1/a_2 , равных 4,8; 2,5; 1,8; 1,3, практически совпадают почти во всей области углов падения et , при которых кинематически возможно существование продольных отраженных волн (rl).

непосредственно следует, что в многослойной среде должно происходить относительное ослабление волн при увеличении числа изменений типа волны.

Этот эффект должен иметь место во всех случаях, за исключением сред с очень резкой скоростной дифференциацией. Он позволяет таким образом ограничить число возможных типов обменных головных волн в многослойных средах.

При источнике типа «центр расширения» наибольшей амплитудой, следовательно, кроме продольных головных волн PPP , должны обладать обменные головные волны PPS и $PPPPS$ ¹, которые изменяют свой тип наименьшее число (1) раз. Число этих волн, по сравнению с PPP , будет тем больше, чем больше границ раздела, благоприятных для образования обменных волн, в среде, покрывающей основную преломляющую границу.

Важное значение для широкого класса сред имеют также выводы, сформулированные в пунктах 2 и 1, стр. 59, касающиеся зависимости коэффициентов преломления обменных волн от угла падения el и et .

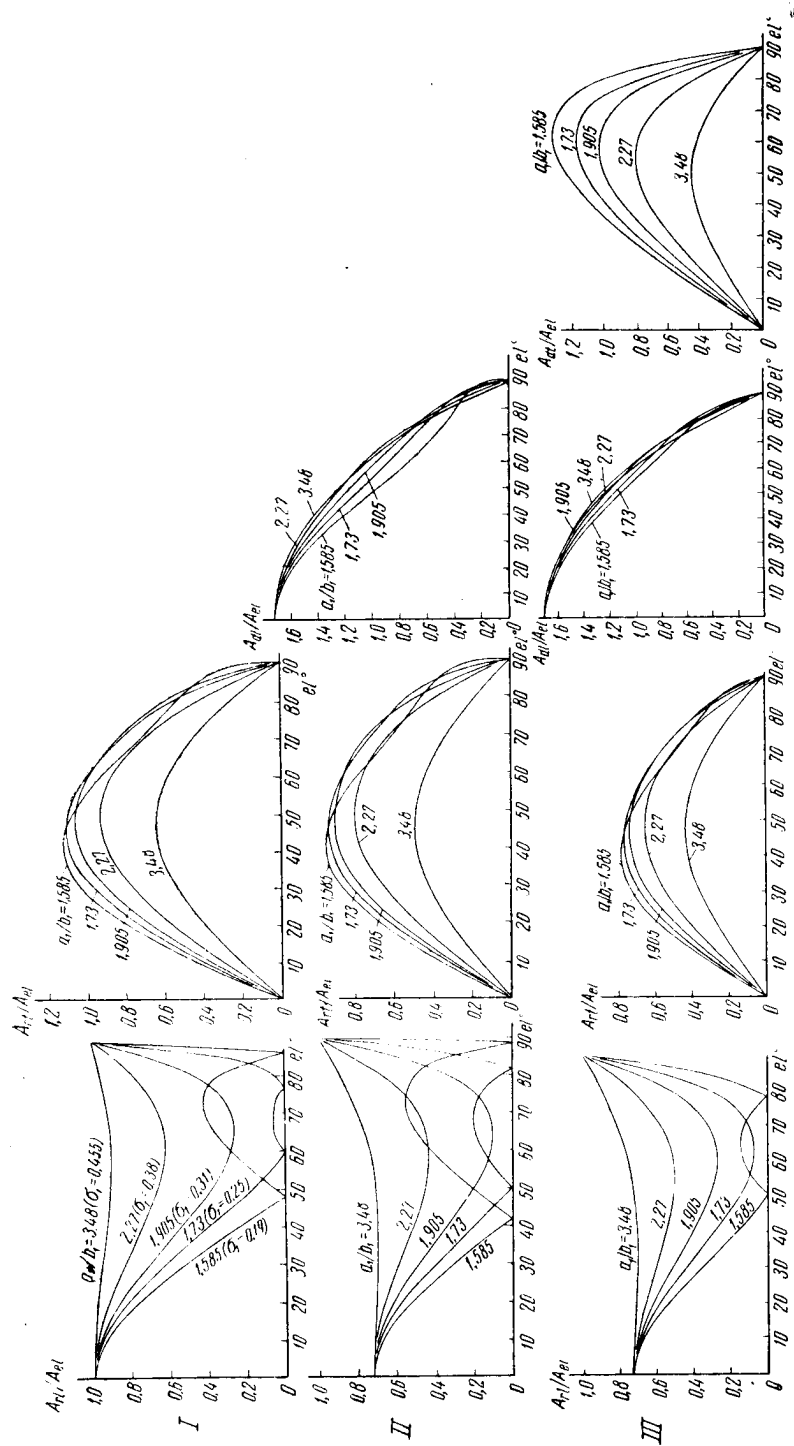
На основании этих выводов можно заключить, что в случае головной волны, изменяющей свой тип в покрывающей среде на промежуточных границах раздела, и при углах падения на эти границы, не очень близких к предельному, особенно резкое ослабление при каждом новом изменении типа волны в большинстве случаев должно происходить при переходе $S \rightarrow P$ и более слабое — при $P \rightarrow S$. Это связано с различием в углах падения: $el > et$ на каждой границе раздела сред при условии, что граничная скорость остается неизменной (равной или a_r или b_r).

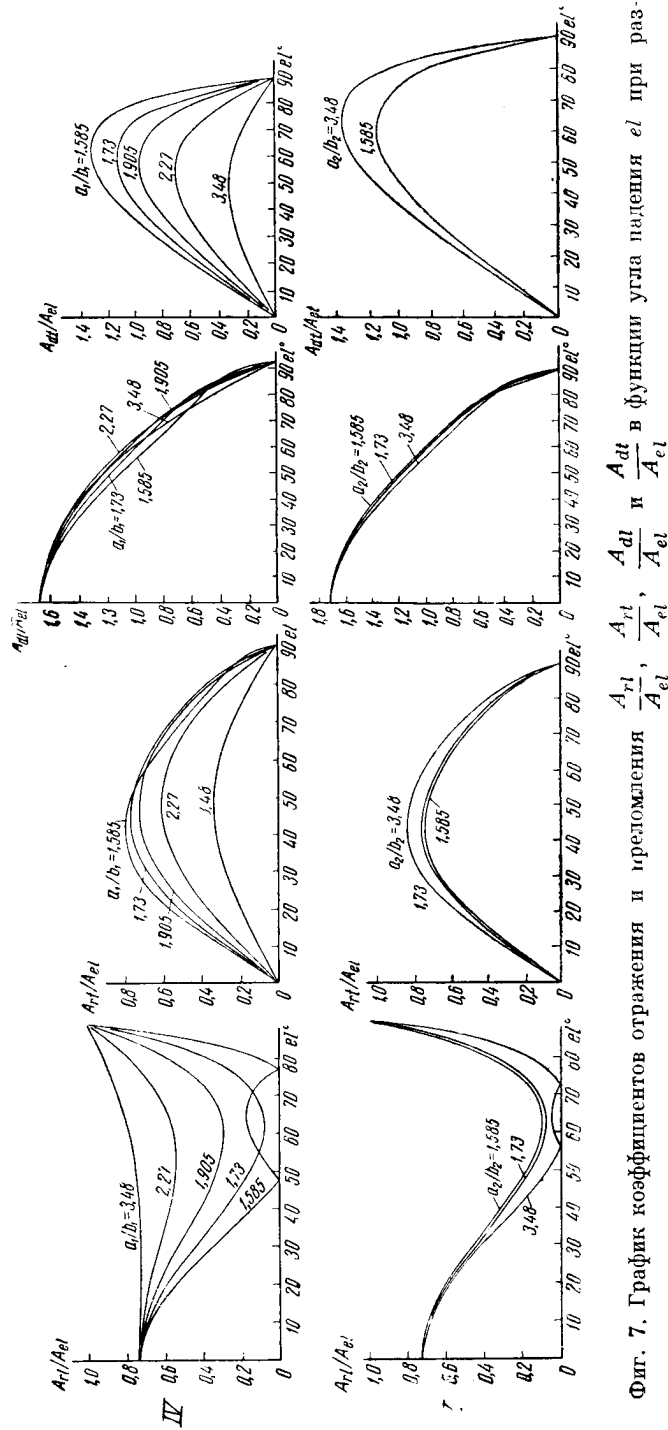
§ 3. ЗАВИСИМОСТЬ КОЭФФИЦИЕНТОВ ОТРАЖЕНИЯ И ПРЕЛОМЛЕНИЯ ОТ a_1/b_1 И a_2/b_2

Для исследования зависимости коэффициентов отражения и преломления от параметров a_1/b_1 и a_2/b_2 выполнены специальные расчеты. В § 1 указаны работы, в которых приводятся необходимые формулы. В проведении расчетов принимали участие В. А. Кохно и П. В. Алексеев. Мы не смогли воспользоваться таблицами [25], так как они появились позже; кроме того, как будет видно в дальнейшем, даже такие подробные таблицы ($a/b = 1,67; 2,00; 2,50; 3,33$) оказываются недостаточно детальными в области малых величин отношения a/b . Вычисленные значения коэффициентов проверялись в отдельных точках путем подстановки в уравнение энергий Нотта

$$\left(\frac{A_{dl}}{A_{el}}\right)^2 \cdot \frac{p_2}{p_1} \cdot \frac{\sin 2dl}{\sin 2el} + \left(\frac{A_{dt}}{A_{et}}\right)^2 \cdot \frac{p_2}{p_1} \cdot \frac{\sin 2dt}{\sin 2et} + \left(\frac{A_{rl}}{A_{el}}\right)^2 + \left(\frac{A_{rt}}{A_{el}}\right)^2 \cdot \frac{\sin 2rt}{\sin 2el} = 1.$$

¹ Система обозначений волн в многослойной среде та же, что принята в [30].





Фиг. 7. График коэффициентов отражения и преломления $\frac{A_{rl}}{A_{el}}$, $\frac{A_{tr}}{A_{el}}$ и $\frac{A_{dt}}{A_{el}}$ в функции угла падения el при различных значениях параметров a_1/b_1 и a_2/b_2 .

Рассмотрены задачи: I — отражение на свободной границе; II — отражение и преломление на границе твердое тело — жидкость; III — V отражение и преломление на границе двух твердых сред при $\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2}$ (III); $\frac{a_1}{b_1} = 1,73$, $\frac{a_2}{b_2} = \text{var}$ (IV); $\frac{a_1}{b_1} = 1,73$, $\frac{a_2}{b_2} = \text{var}$ (V). В задачах III — V значения параметров $\frac{a_1}{a_2} = 4,8$ и $\frac{b_1}{b_2} = 1,30$.

Во всех случаях величина левой части отличалась от 1 не более, чем на 0,02—0,03.

Для того чтобы яснее представить себе влияние параметра a/b на различные коэффициенты, рассмотрен следующий комплекс задач.

- I. Отражение на свободной границе твердого тела.
- II. Отражение и преломление на границе твердое тело — жидкость.
- III. Отражение и преломление на границе двух твердых сред, $a_1/b_1 = a_2/b_2 = \text{var}$.
- IV. Та же задача, но $a_1/b_1 = \text{var}$, $a_2/b_2 = \text{const}$.
- V. Та же задача, но $a_1/b_1 = \text{const}$, $a_2/b_2 = \text{var}$.

Таким образом происходило постепенное усложнение задач¹.

Графики коэффициентов отражения A_{rl}/A_{el} от свободной границы в функции угла el заимствованы нами у Аренберга [18], причем мы ограничились кривыми со следующими значениями a/b : 1,58 ($\sigma = 0,19$); 1,73 ($\sigma = 0,25$); 1,90 ($\sigma = 0,31$); 2,27 ($\sigma = 0,38$); 3,48 ($\sigma = 0,45$). Все последующие расчеты² для удобства сопоставления результатов между собой проводились в основном при этих же значениях параметров.

Чтобы избежать осложнения формы графиков в области предельных углов, здесь приводятся и анализируются данные лишь для случая $a_1 > a_2$ (задачи II—V). В целях наибольшей наглядности результатов выбран случай резкой скоростной дифференциации среды: $a_1/a_2 = 4,8$ (отношение плотностей $\rho_1/\rho_2 = 1,30$).

Рассматривалась только продольная падающая волна.

Основные результаты. Результаты расчетов для указанных выше задач представлены в графической форме и сведены вместе на фиг. 7, всюду изображаются модули коэффициентов.

Прежде всего обращает на себя внимание большое сходство графиков для одного и того же коэффициента отражения или преломления в различных задачах. Отчетливо заметна также тесная связь коэффициентов отражения A_{rl}/A_{el} и A_{rt}/A_{el} (вытекающая из уравнения энергий Нотта). Графики этих коэффициентов при достаточно больших значениях a/b изменяются плавно в функции el и имеют по одному экстремуму (минимум и максимум соответственно). При малой величине отношения a/b характер кривой A_{rl}/A_{el} резко усложняется, что немедленно отражается и на форме кривой A_{rt}/A_{el} . Она перестает быть приблизительно симметричной.

Сформулируем конкретные выводы относительно зависимости коэффициентов отражения и преломления от параметров a_1/b_1 и a_2/b_2 .

¹ В этот круг задач можно включить также и случай границы двух жидких сред, рассмотренный в заметке [16].

² В частности, нами вычислялись и коэффициенты отражения A_{rl}/A_{el} от свободной границы, которые у Аренберга не приводятся, хотя имеется упоминание о том, что они также рассчитывались.

1. Величины коэффициентов отражения A_{rl}/A_{el} и A_{rt}/A_{el} и коэффициента преломления A_{dl}/A_{el} сильно зависят от значения параметра a_1/b_1 ; в то же время изменение величины параметра a_2/b_2 в тех же пределах, что и a_1/b_1 (см. V), очень мало влияет на величину указанных коэффициентов.

В работе [26] отмечается, что при $a_1 > a_2$ коэффициент отражения A_{rl}/A_{el} зависит и от a_1/b_1 и от a_2/b_2 . Однако и наши графики и графики, приведенные в работе [26], свидетельствуют о том, что роль параметра a_1/b_1 является гораздо более существенной.

Как показывают специальные исследования, в случае $a_1 < a_2$ коэффициенты A_{rl}/A_{el} , A_{rt}/A_{el} и A_{dl}/A_{el} зависят главным образом от параметра a_2/b_2 .

Таким образом, устанавливается определенная система: при $a_1 > a_2$ указанные коэффициенты зависят преимущественно от параметра a_1/b_1 , а при $a_2 > a_1$ — от параметра a_2/b_2 .

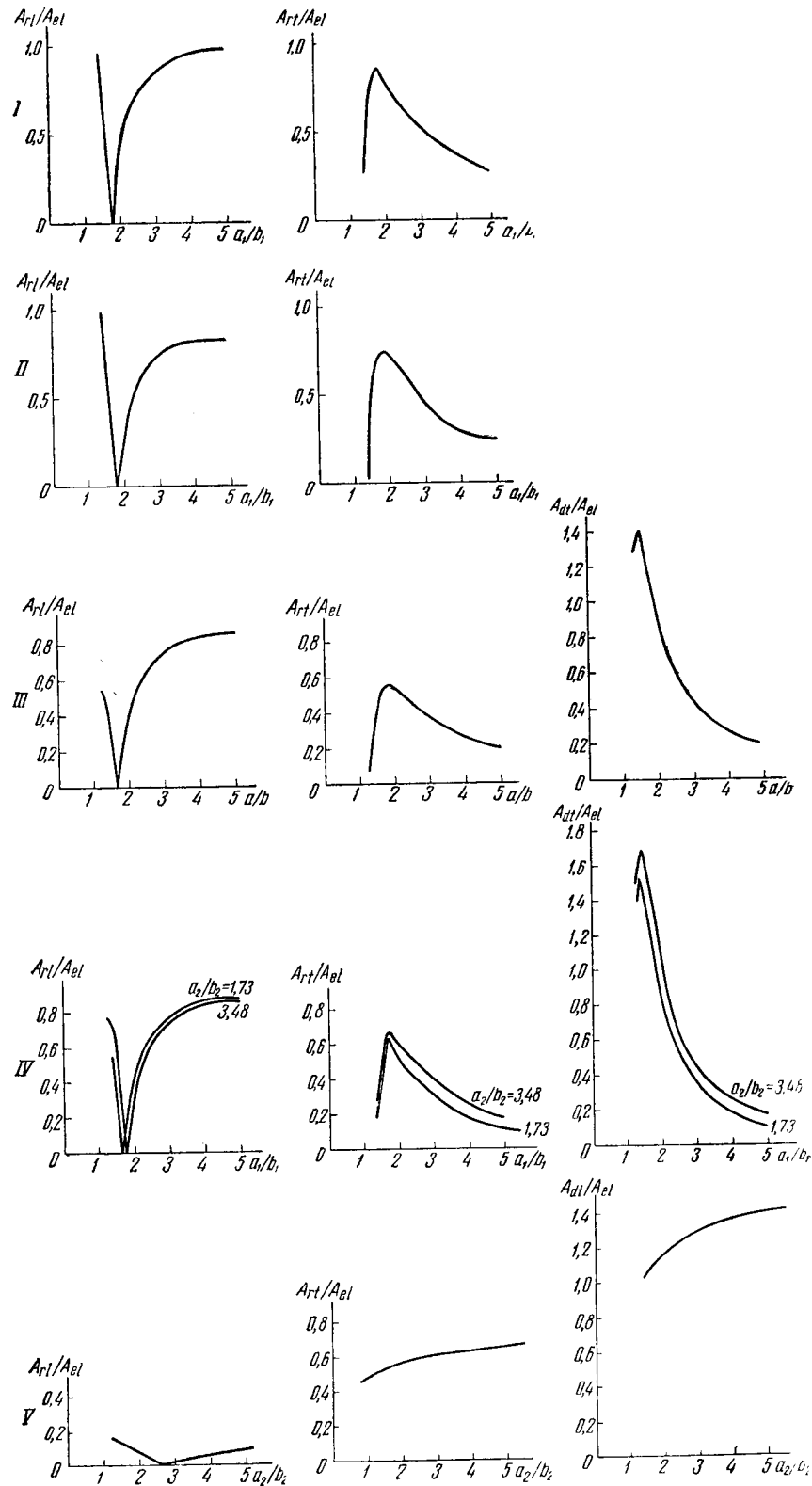
2. Коэффициент преломления A_{dl}/A_{el} очень слабо зависит и от параметра a_2/b_2 и от параметра a_1/b_1 . Это согласуется с результатами, изложенными в [16 и 26].

Эти два первых вывода имеют важное значение для оценок величин смещений отраженных и преломленных (проходящих) волн. Они позволяют во многих случаях пренебречь влиянием изменения параметра a_2/b_2 или a_1/b_1 (а для преломленных волн PP влиянием обоих параметров) на коэффициенты отражения и преломления.

3. Величина коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} быстро уменьшается при уменьшении величины отношения a_1/b_1 ¹. При малых a_1/b_1 и достаточно больших углах падения el эта закономерность нарушается, и коэффициент A_{rl}/A_{el} начинает возрастать при уменьшении a_1/b_1 . Таким образом, имеется экстремум (минимум) функции $\left| \frac{A_{rl}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{rl}}{A_{el}}(a_1/b_1)$. Он наиболее отчетливо выражен при el равном 60—70° (фиг. 8) и отсутствует как при малых, так и при очень больших углах падения. Ранее существование такого минимума отмечалось лишь для коэффициента отражения от свободной границы (точнее, указывалось на изменение знака коэффициента A_{rl}/A_{el}).

Итак, при определенных больших углах el и при вполне реальных обычных значениях a_1/b_1 A_{rl}/A_{el} равно или очень близко к нулю. Этот вывод имеет тем более важное значение, что недавно получены указания о возможности регистрации чисто продольных отраженных волн при

¹ В случае a_1/a_2 , как следует из [26], величина коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} (при углах падения, меньших предельного) зависит в основном от параметра a_2/b_2 , причем так же, как и от параметра a_1/b_1 при $a_1 > a_2$, т. е. при $a_1 < a_2$ величина этого коэффициента отражения уменьшается при уменьшении величины отношения a_2/b_2 .

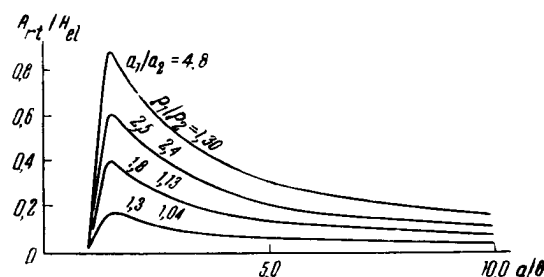


Фиг. 8. Графики коэффициентов отражения и преломления $\frac{A_{rl}}{A_{el}}$, $\frac{A_{rt}}{A_{el}}$ и $\frac{A_{dt}}{A_{el}}$ в функции a/b , a_1/b_1 , a_2/b_2 .

Задачи I — V — те же, что на фиг. 7. При расчете кривых принято: $\frac{a_1}{a_2} = 4.8$; $\frac{\rho_1}{\rho_2} = 1.30$, $el = 70^\circ$.

больших расстояниях от пункта взрыва, т. е. при больших углах падения [32].

Как уже отмечалось, коэффициент A_{rl}/A_{el} мало изменяется при изменении параметра a_2/b_2 (при $a_1/b_1 = \text{const}$). Нужно добавить, что эта зависимость имеет и качественно иной характер: A_{rl}/A_{el} увеличивается в общем при уменьшении a_2/b_2 (см. фиг. 7, V). При $el = 60 \div 70^\circ$ также имеется минимум функции $\left| \frac{A_{rl}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{rl}}{A_{el}} (a_2/b_2)$; интересно, что он располагается в области довольно больших значений $a_2/b_2 \approx 2,7$ (при $el = 70^\circ$, см. фиг. 8, V).



Фиг. 9. Графики коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} в функции $\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2}$ при различных значениях параметра a_1/a_2 (ρ_1/ρ_2).

Рассматривается задача III. При расчете кривых принято $el = 45^\circ$.

4. Величина коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} , в отличие от A_{rl}/A_{el} , быстро увеличивается при уменьшении параметра a_1/b_1 . Эта зависимость также нарушается в области достаточно больших углов падения и при небольших значениях a_1/b_1 . В этой области функция $\left| \frac{A_{rl}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{rl}}{A_{el}} (a_1/b_1)$ имеет экстремум (максимум), выраженный наиболее отчетливо при el около 70° (фиг. 8).

Максимум соответствует вполне реальным значениям параметра a_1/b_1 , равным 1,70—1,85. Положение максимума, по-видимому, не зависит от величины параметра a_1/a_2 (при $a_1 > a_2$), но при больших a_1/a_2 он выражен резче (фиг. 9).

Таким образом, важное значение настоящего вывода состоит в том, что величины коэффициента Пуассона, типичные для многих горных пород, в общем весьма благоприятны для образования интенсивных обменных отраженных волн PS^1 .

¹ Это показано здесь собственно лишь для случая $a_1 > a_2$, но как следует из замечаний, сделанных в п. 1 и 3 настоящего параграфа, этот общий вывод, по всей вероятности, сохраняет свою силу и для случая $a_1 < a_2$. То же можно сказать и относительно коэффициента преломления A_{dl}/A_{el} .

Коэффициент отражения A_{rl}/A_{el} , как уже отмечалось, очень слабо зависит от параметра a_2/b_2 (при $a_1/b_1 = \text{const}$). Функция $\left| \frac{A_{rl}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{rl}}{A_{el}} (a_2/b_2)$ при $a_1/b_1 = \text{const} = 1,73$ возрастает монотонно, причем медленно с увеличением a_2/b_2 (фиг. 8, V).

5. Величина коэффициента преломления A_{dt}/A_{el} так же, как и величина коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} быстро растет при уменьшении a_1/b_1 . Это остается справедливым для всех возможных значений a_1/b_1 и во всей области углов падения el . Как показывают дополнительные расчеты функция $\left| \frac{A_{dt}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{dt}}{A_{el}} (a_1/b_1)$ также имеет экстремум (максимум), но лишь при очень малых значениях a_1/b_1 , равных 1,35—1,45 (при $el = 70^\circ$; см. фиг. 8).

Существенно, что типичные для многих горных пород небольшие величины a/b очень благоприятны и для образования обменных преломленных (проходящих) волн, причем очень небольшие изменения параметра a_1/b_1 могут приводить к значительным изменениям соответствующего коэффициента преломления.

Коэффициент A_{dt}/A_{el} сравнительно медленно изменяется при изменении параметра a_2/b_2 ($a_1/b_1 = \text{const}$). Интересно, что он растет при увеличении величины a_2/b_2 , хотя при этом происходит как бы приближение свойств твердого тела к свойствам жидкости ($a/b = \infty$). В последней же, как известно, поперечные волны отсутствуют. Тем не менее остается фактом, что коэффициент преломления A_{dt}/A_{el} непрерывно возрастает при увеличении a_2/b_2 , и, следовательно, должна возрастать величина смещения соответствующей обменной волны PS . Этот вопрос рассматривается далее более подробно.

6. Графики зависимости коэффициента отражения A_{rl}/A_{el} и коэффициента преломления A_{dt}/A_{el} от угла el имеют экстремум. Положение экстремума функций $\left| \frac{A_{rl}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{rl}}{A_{el}} (el)$ и $\left| \frac{A_{dt}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{dt}}{A_{el}} (el)$ зависит от параметра a_1/b_1 , при уменьшении его оба экстремума смещаются в область больших значений el .

7. При больших значениях параметра a_1/b_1 коэффициенты отражения и преломления однородных продольных волн значительно превосходят соответствующие коэффициенты обменных волн во всей области углов падения. Но при малых величинах $a_1/b_1 = 1,6—1,75$ и в области достаточно больших углов падения el (но не очень близких к 90°) коэффициенты отражения и преломления обменных волн оказываются близкими к соответствующим коэффициентам однородных волн и даже превосходят их по величине.

Указанные выше малые величины a/b , как уже отмечалось, являются типичными для горных пород (или лишь немного менее их).

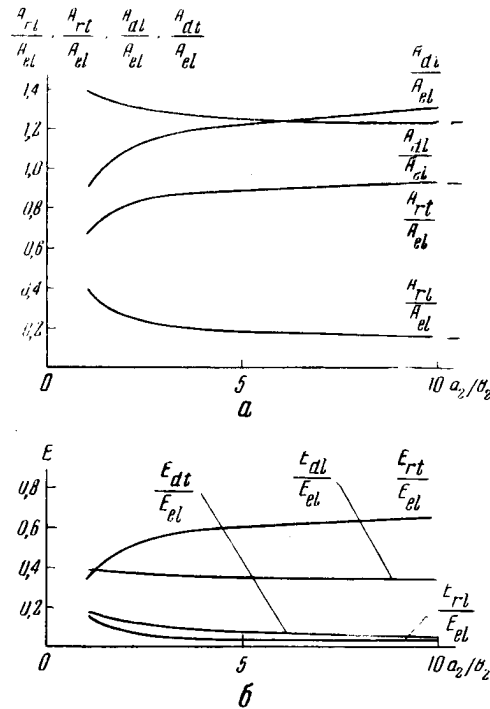
Таким образом, в реальных средах выполняются условия, благо-

приятные для образования обменных волн на границах раздела сред¹.

В заключение необходимо еще раз отметить, что перечисленные выше выводы справедливы в случае $a_1 > a_2$, который нами рассматривался в этом параграфе. При $a_1 < a_2$ некоторые из заключений должны быть изменены (см., например, [26]), а некоторые, очевидно, сохранят свою силу (см., например, [16]). В дальнейшем и для сред $a_1 > a_2$ и для сред $a_1 < a_2$ следует также рассмотреть случай менее резкой скоростной дифференциации.

Дополнительные замечания.

1. Сделаем некоторые разъяснения по вопросу о зависимости коэффициента преломления A_{dt}/A_{el} от параметра a_2/b_2 (см. п. 5, стр. 74). Рассмотрим для этого фиг. 10, на которой изображены графики коэффициентов отражения и преломления в функции параметра a_2/b_2 (а) и доли энергии соответствующих волн (б). Коэффициенты A_{rl}/A_{el} , A_{rt}/A_{el} и A_{dl}/A_{el} при увеличении a_2/b_2 асимптотически стремятся к некоторым предельным значениям, равным величине этих же коэффициентов для случая границы твердое тело—жидкость. Несмотря на то, что при рассмотрении задачи твердое тело—жидкость поперечные преломленные (проходящие) волны отсутствуют, коэффициент преломления A_{dt}/A_{el} в случае границы двух твердых сред при $a_2/b_2 \rightarrow \infty$ стремится к некоторому пределу, не равному нулю².



Фиг. 10. Графики коэффициентов отражения и преломления A_{rl}/A_{el} , A_{rt}/A_{el} , A_{dl}/A_{el} и A_{dt}/A_{el} в функции a_2/b_2 (а), доли энергии этих волн, вычисленные по уравнению энергий Нотта (б).

При расчете принято $a_1/a_2 = 4,8$; $\rho_1/\rho_2 = 1,3$; $a_1/b_1 = 1,75$, $el = 45^\circ$ (задача V). Справа черточками отмечены значения коэффициентов A_{rl}/A_{el} , A_{rt}/A_{el} и A_{dl}/A_{el} для задачи II (граница твердого тела и жидкости).

¹ Некоторые заключения по этому вопросу имеются также в работе [33], в которой исследуется интенсивность волн, вызванных в полупространстве со свободной поверхностью источником типа нормальной силы, приложенной во внутренней точке полупространства.

² Значение этого предела для конкретного случая, изображенного на фиг. 10, равняется 1,36.

$$\lim_{\frac{a_2}{b_2} \rightarrow \infty} \frac{A_{dt}}{A_{el}} = \frac{2 \cos el \left(1 - \frac{p_2}{p_1} - 2 \sin^2 rt - \sin 2rt \cdot \operatorname{ctg} dl \right)}{2 \sin^2 rt \cdot \sin 2rt \cdot \operatorname{ctg} el \cdot \operatorname{ctg} dl + \operatorname{ctg} dl (1 - 2 \sin^2 rt) + \frac{p_2}{p_1} \operatorname{ctg} el}.$$

Это выражение справедливо, собственно, лишь в случае контакта двух твердых сред. Действительно, хотя мы и устремляем свойства одной из сред к свойствам жидкости, граничные условия остаются такими же, как на границе двух твердых тел (условие жесткого контакта).

Возрастание коэффициента A_{dt}/A_{el} при $a_2/b_2 \rightarrow \infty$ не противоречит уравнению энергий Нотта, которое должно выполняться и для трех волн (кроме падающей) в задаче твердое тело — жидкость и для четырех волн в случае контакта двух твердых сред. В самом деле, доля энергии, приходящаяся на поперечную преломленную волну PS , стремится к нулю при $a_2/b_2 \rightarrow \infty$ (см. фиг. 10б), и уравнение Нотта выполняется в любой точке (т. е. при всех значениях a_2/b_2).

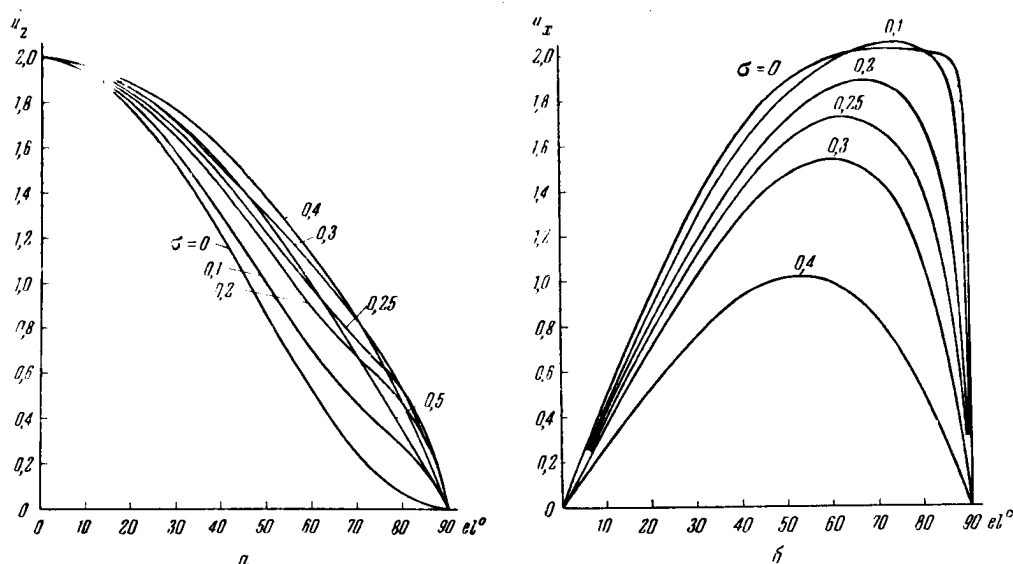
2. На фиг. 11 представлены графики, изображающие зависимость вертикальной (u_z) и горизонтальной (u_x) компонент смещения свободной поверхности в функции угла падения el при различных значениях параметра σ , заимствованные из работы [21]. Обращает на себя внимание большое сходство этих графиков с графиками функций $\frac{A_{dl}}{A_{el}} = \frac{A_{dl}}{A_{el}}(el)$ и $\frac{A_{dt}}{A_{el}} = \frac{A_{dt}}{A_{el}}(el)$, приведенными на фиг. 7. Это сходство вертикальной и горизонтальной компонент смещения свободной поверхности, с одной стороны, и коэффициентов преломления на границе двух твердых сред, с другой, имеет место только при $a_1 > a_2$ и наиболее отчетливо выражено в случае резкой скоростной дифференциации среды: $a_1 \gg a_2$. Оно имеет определенные физические основания.

Как уже отмечалось, коэффициенты отражения A_{rl}/A_{el} и A_{rt}/A_{el} в случае свободной границы и в случае контакта двух твердых сред обладают значительным сходством (см. фиг. 7, I и III, IV). Последнее обусловлено двумя причинами: 1) случай свободной границы можно рассматривать как предельный случай резкой скоростной дифференциации среды ($a_1/a_2 \rightarrow \infty$); 2) параметр $\sigma_2(a_2/b_2)$, который присутствует только в задачах III, IV и отсутствует в задаче I, оказывает малое влияние на коэффициенты отражения. В результате векторы смещения двух отраженных волн в задачах I и III, IV будут близки по величине и точно совпадают по направлению (при равных el и σ_1). Поэтому суммарное смещение свободной поверхности под действием падающей и двух отраженных волн будет мало отличаться от такого же смещения границы двух твердых сред при $a_1 \gg a_2$. То же можно сказать и относительно u_z и u_x компонент смещения. В силу непрерывности компонент смещения на границе двух твердых сред $u_{z2} = u_{z1}$; $u_{x2} = u_{x1}$.

Движение второй среды составляется из смещений двух проходящих волн. В случае резкой скоростной дифференциации ($a_1 \gg a_2$) u_{z2} обу-

словлено главным образом преломленной волной PP , а u_{x2} — преломленной волной PS . Но величины смещений в волнах PP и PS и есть фактически коэффициенты преломления A_{dl}/A_{el} и A_{dt}/A_{el} (при величине вектора смещения в падающей волне, равной единице).

В связи с вышесказанным интересно мысленно поместить на фиг. 7 графики, представленные на фиг. 11, заняв два «пустых» места в 1 ряду



Фиг. 11. Графики вертикальной (а) и горизонтальной (б) компонент смещения свободной поверхности в функции угла падения el при различных значениях параметра σ .

фиг. 7. Рассмотрение такого сводного чертежа показывает, что многие качественные выводы относительно зависимости коэффициентов отражения и преломления на границе двух твердых сред от угла el и параметра a_1/b_1 могут быть получены с большой достоверностью (по крайней мере, в случае резкой скоростной дифференциации среды) из анализа соответствующих графиков, относящихся к свободной границе. Аналитические выражения в последнем случае значительно проще, чем в случае контакта двух твердых сред.

ВЫВОДЫ

Анализ зависимости модулей коэффициентов отражения и преломления от угла падения и параметров, характеризующих свойства среды, позволяет сделать ряд заключений об амплитуде отраженных и преломленных волн разных типов. Многие из них основаны на обширном расчетном материале и имеют достаточно общий характер.

Наиболее интересные результаты получены в отношении коэффициентов отражения и преломления обменных волн, а также относительно за-

зависимости всех коэффициентов от параметров a_1/b_1 и a_2/b_2 . Влияние двух последних параметров на коэффициенты подробно исследовалось лишь для случая падения волны из среды с большей скоростью $a_1 > a_2$.

Установлено:

1. Коэффициенты преломления A_{dl}/A_{el} очень мало изменяются при изменении в широких пределах параметров a_1/b_1 и a_2/b_2 . Этот вывод сохраняет свою силу и при $a_1 < a_2$. Все остальные коэффициенты отражения и преломления (для случая падающей P волны и $a_1 > a_2$) также слабо зависят от параметра a_2/b_2 , но сильно изменяются при изменении параметра a_1/b_1 . При $a_1 < a_2$ эти три коэффициента сильно зависят от параметра a_2/b_2 и слабо — от параметра a_1/b_1 .

2. Коэффициенты отражения и преломления обменных волн всегда возрастают по мере того, как величина отношения a_1/a_2 все более отличается от единицы.

3. Наиболее выгодное соотношение амплитуд обменных (отраженных и преломленных) волн и однородных продольных волн A_{PS}/A_{PP} достигается в области достаточно больших углов падения. Значения этих углов определены.

4. При небольших величинах параметра a/b , которые являются типичными для многих горных пород (и в области достаточно больших углов падения), коэффициенты отражения и преломления обменных волн близки к соответствующим коэффициентам однородных волн или даже превосходят их. Таким образом, в реальных средах существуют условия, благоприятные для образования обменных волн.

$$5. \text{ Функции } \left| \frac{A_{rl}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{rl}}{A_{el}}(a_1/b_1), \left| \frac{A_{rt}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{rt}}{A_{el}}(a_1/b_1) \text{ и } \left| \frac{A_{dt}}{A_{el}} \right| = \frac{A_{dt}}{A_{el}}(a_1/b_1)$$

имеют экстремум в области значений a_1/b_1 , равных 1,40—1,85. При этом коэффициент отражения A_{rl}/A_{el} имеет минимум, а две другие функции — максимум при указанных значениях a_1/b_1 . Этот экстремум наиболее отчетливо выражен при углах падения $el = 60 \div 70^\circ$ и при больших значениях a_1/a_2 (рассматривался случай $a_1 > a_2$). Он отсутствует как при малых, так и при очень больших углах el .

Сформулированные здесь и ранее выводы могут иметь значение для выбора рациональной методики наблюдений и для распознавания волн, зарегистрированных в условиях многослойных сред. Они служат также обоснованием для развиваемого в настоящее время комбинированного метода разведки, основанного на использовании продольных и обменных волн.

Существенное влияние параметра a/b на большинство коэффициентов отражения и преломления должно послужить дополнительным толчком для изучения этого параметра в реальных средах.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. В. Г. Гоголадзе. Отражение и преломление упругих волн. Общая теория граничных волн Релея. Тр. Сейсмол. ин-та АН СССР, № 125, 1947.
2. Н. В. Зволинский. Некоторые задачи распространения колебаний в упругой среде с плоско-параллельными границами раздела. Докт. дисс. Фонды Ин-та физики Земли АН СССР, 1949.
3. G. Green. Mathematical Papers. London, 1871.
4. C. G. Knott. Reflexion and refraction of elastic waves with seismological applications. Philos. Mag., ser. 5, 48, 1899.
5. K. Zoeppritz. Erdbebenwellen. VIII. Über Reflexion und Durchgang seismischer Wellen durch Unstetigkeitsflächen. Göttinger Nachr., 1919.
6. Н. В. Зволинский. Отраженные и головные волны, возникающие на плоской границе раздела двух упругих сред. I, II. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 10; 1958, № 1.
7. А. Ф. Филиппов. О приближенном вычислении отраженных и преломленных волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 7.
8. Г. И. Петрашень. Распространение упругих волн в слоистоизотропных средах, разделенных параллельными плоскостями. Уч. зап. Лен. гос. ун-та, № 162, вып. 26, 1952.
9. Г. И. Петрашень, А. В. Манухов. О методике вычисления интенсивностей отраженных и головных волн при помощи таблиц. В сб.: «Вопросы динамической теории распространения сейсмических волн». I. Л., Гостоптехиздат, 1957.
10. Л. Н. Малиновская. Методика построения теоретических сейсмограмм. В сб.: «Вопросы динамической теории распространения сейсмических волн». I, Л., Гостоптехиздат, 1957.
11. Л. Н. Малиновская. К методике расчета динамических особенностей сейсмических волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 4.
12. Л. М. Бреховских. Волны в слоистых средах. М., Изд-во АН СССР, 1957.
13. H. Jeffreys. The reflexion and refraction of elastic waves. Monthly Notices. Roy. Astron. Soc., Geophys. suppl., v. 4, N 7, 1926.
14. E. Hardtwig. Näherungsformeln für die bei der Reflexion und Brechung elastischer Wellen an Unstetigkeitsflächen auftretenden Reflexions- und Transmissionskoeffizienten. Geofis. pura e appl., v. 37, 1957.
15. H. Blut. Ein Beitrag zur Theorie der Reflexion und Brechung elastischer Wellen an Unstetigkeitsflächen. Zschr. Geophys., v. 8, 3-4, 6-7, 1932.
16. Ю. И. Васильев. Сравнение коэффициентов отражения и преломления на границе двух жидких и двух твердых сред. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1959, № 9.
17. B. Gutenberg. Energy ratio of reflected and refracted seismic waves. Bull. Seism. Soc. Amer., v. 34, N 2, 1944.
18. D. L. Arenberg. Ultrasonic solid delay lines. J. Acoust. Soc. Amer., v. 20, N, 1, 1948.
19. R. E. Ingram, J. H. Hodgson. Phase change of PP and pP on reflection at a free surface. Bull. Seism. Soc. Amer., v. 46, N 3, 1956.
20. A. Schoch. Schallreflexion, Schallbrechung und Schallbengung. Ergebn. exakt. Naturwiss., Bd. 23, S. 127—234, 1950.
21. L. Knopoff, R. W. Fredericks, A. F. Gangi, L. D. Porter. Surface amplitudes of reflected body waves. Geophysics, v. 22, N 4, 1957.
22. M. Muskat, M. W. Meres. Reflection and transmission coefficients for plane waves in elastic media. Geophysics, v. 5, N 2, 1940.
23. J. E. Nafe. Reflection and transmission coefficients at a solid — solid interface of high velocity contrast. Bull. Seism. Soc. Amer., v. 47, N 3, 1957.

24. O. K o e f f o e d. On the effect of Poisson's ratio of rock strata on the reflection coefficients of plane waves. *Geophys. Prospect.*, v. 3, N 4, 1955.
25. П. Н. М а т в е е в а. Таблицы значений комплексных коэффициентов отражения — преломления продольных и поперечных (*SV*) волн в случае двух однородных и изотропных сред, находящихся в жестком контакте друг с другом. Материалы количественного изучения динамики сейсмических волн, т. 1. Изд. ЛГУ, 1957.
26. В. П. Г о р б а т о в а. Об интенсивностях преломленных и отраженных продольных волн при углах падения, меньших предельного. *Прикл. геофиз.*, вып. 18. Гостоптехиздат, 1958.
27. Н. В. З в о л и н с к и й. Многократные отражения упругих волн в слое. *Тр. Геофиз. ин-та АН СССР*, № 22 (149), 1954.
28. M. M u s k a t, M. W. M e r e s. The seismic wave energy reflected from various types of stratified horizons. *Geophysics*, v. 5, N 2, 1940.
29. Л. Н. М а л и н о в с к а я. О динамических особенностях продольных отраженных волн за критическим углом. *Изв. АН СССР, серия геофиз.*, 1957, № 5.
30. Ю. И. В а с и л ь е в. Изучение обменных преломленных волн при сейсмической разведке. *Изв. АН СССР, серия геофиз.*, 1957, № 3.
31. Г. С. П о д ь я п о л ь с к и й. Об одной формуле, связывающей коэффициенты головных волн с коэффициентами отражения и преломления. В печати.
32. А. М. Е п и н а т ь е в а. Об отраженных волнах, возникающих при углах падения, больших предельного. *Изв. АН СССР, серия геофиз.*, 1957, № 6.
33. К. И. О г у р ц о в, И. Н. У с п е н с к и й, Н. И. Е р м и л о в а. Некоторые количественные исследования по распространению волн в простейших упругих средах. В сб.: «Вопросы динамической теории распространения сейсмических волн». I, Л., Гостоптехиздат, 1957.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТА ГА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

С. П. Стародубровская

К МЕТОДИКЕ ПРИБЛИЖЕННЫХ РАСЧЕТОВ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ СЕЙСМОГРАММ ВОЛН, ВОЗНИКАЮЩИХ В ТОНКОСЛОИСТЫХ СРЕДАХ

Предлагается методика приближенных расчетов сейсмограмм волн, возникающих в твердых упругих тонкослоистых средах, основанная на суммировании конечного числа отдельных продольных или поперечных, обменных однократных и многократных волн в слое. При расчетах сейсмограмм каждой отдельной волны границы тонкого слоя принимаются за границы полупространства. Приводится пример расчета теоретических сейсмограмм продольной волны, отраженной от тонкого слоя, и дается сопоставление результатов теоретических расчетов с экспериментом и данными теоретических расчетов для акустического случая.

Изучению особенностей волн, отраженных от тонкого слоя, в настоящее время уделяется много внимания. Известен ряд работ, посвященных теоретическому рассмотрению данного вопроса [1—9]. В работах [1—6] рассмотрено отражение плоской гармонической волны от твердого тонкого слоя или отражение в жидкой среде плоской гармонической волны от жидкого тонкого слоя. Частотные спектры волн, отраженных от тонкого слоя, исследовались И. И. Гурвичем [4] и И. С. Берзон [6]. В работе Б. С. Чекина [7] рассматриваются для акустического случая вопросы изменения формы плоской волны, отраженной от тонкого слоя, при углах, больших критического. В работе Г. И. Петрашеня и В. А. Енальского [8] получены данные о характере интерференционных волн типа SH , возникающих в твердом тонком слое, лежащем на полупространстве, при вращательном типе воздействия. А. В. Мануховым [9] дано решение для случая жидкого слоя (мембраны) и жидкого полупространства. Полного решения задачи об отражении упругой сферической волны от твердого тонкого слоя, расположенного на некотором расстоянии от дневной поверхности, при источнике типа центра расширения, в настоящее время не получено. В связи с этим интересно приближенное решение данной задачи, условия которой наилучшим образом приближаются к условиям распространения упругих колебаний в реальных средах.

В работе Г. И. Петрашеня [10] разработаны методы, позволяющие изучать отражение и преломление сферических волн в упругой твердой

среде с плоско-параллельными границами раздела. Методы разработаны применительно к слоям, мощности которых значительно превышают длины зарегистрированных волн. Тип источника — произвольный. Полученные по методу контурных интегралов асимптотические формулы позволяют рассчитывать смещения продольных, поперечных и обменных волн.

В настоящей работе приводится методика приближенных расчетов сейсмограммы сложной волны, отраженной от тонкого слоя, основанная на использовании формул работы [10], и даются результаты некоторых расчетов. При образовании сложной волны, отраженной от тонкого слоя, происходит последовательное наложение бесконечного числа продольных, поперечных и обменных однократных и многократных волн в слое. Приближенное решение основано на суммировании конечного числа продольных или поперечных, обменных волн в слое. Экспериментальные и теоретические данные указывают на законность такого подхода к решению настоящего вопроса. Например, в работе [6] для случая плоских гармонических волн, распространяющихся в жидкой среде, дано сравнение коэффициентов отражения от тонкого слоя, вычисленных с учетом всей совокупности многократных волн в слое, с коэффициентами, вычисленными при суммировании волн, отраженных от верхней и нижней границ слоя. Показано, что эти коэффициенты практически совпадают, за исключением случаев очень резкой скоростной дифференциации. В работе [5], для случая нормального падения волны на границу слоя, дана сравнительная характеристика амплитуд волн, составляющих отраженную волну от тонкого слоя: показано, что при расчетах амплитуд волн от тонкого слоя можно учитывать две продольные отраженные волны — от кровли и от подошвы слоя, а многократные волны в слое можно не учитывать. Рассуждения приводятся для плоских гармонических волн.

Просмотр большого экспериментального материала, полученного с различной фильтрующей и широкополосной аппаратурой, показывает, что отраженные от тонкого слоя волны на сейсмограммах имеют четкий передний фронт. На записях отчетливо коррелируются только две — три фазы (максимумы или минимумы) колебания. Последующие фазы выделяются редко, так как их интенсивность в большинстве случаев соизмерима с фоном помех, возбужденных взрывом. Таким образом, в каждой точке профиля амплитуда отраженной волны в функции времени затухает очень быстро. Следовательно, по экспериментальным данным интенсивность сложной волны может быть изучена только в прифронтовой области, имеющей конечные размеры. В этой области интерферирует конечное число волн. Следовательно, для сопоставления экспериментальных сейсмограмм с теоретическими при расчетах последних можно исследовать только область вблизи фронта, т. е. ограничиться суммированием конечного числа волн. Использование асимптотических формул, полученных Г. И. Петрашенем, позволяет последовательно рассчитать, а затем суммировать интенсивность конечного числа простых волн, образующих сложную волну, отраженную от тонкого слоя.

В литературе нет сведений о сравнительной интенсивности продольных или поперечных и различных типов обменных волн, образованных в тонком слое, при произвольном угле падения волны на его поверхность. Предлагаемая методика приближенных расчетов теоретических сейсмограмм волн позволит оценить сравнительную интенсивность различных волн, составляющих суммарную отраженную волну в области вблизи фронта.

§ 1. КИНЕМАТИЧЕСКИЕ И ДИНАМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУММИРОВАНИЯ

Для определения интенсивности суммарной волны, отраженной от тонкого слоя, рассчитывается интенсивность конечного числа волн, составляющих суммарную волну вблизи фронта. Затем, с учетом фазовых сдвигов, производится суммирование волн и определение формы и интенсивности сложной волны. При расчетах прежде всего необходимо определить кинематические и динамические условия суммирования отдельных простых волн. Необходимо установить следующее: 1) величину интервала времени Δt у фронта, в котором будет рассчитываться интенсивность отраженной волны; 2) число K и типы волн, суммарная интенсивность которых в прифронтовой зоне будет близка к интенсивности сложной волны, образующейся в результате наложения бесконечно большого числа волн.

Кинематические условия. Протяженность области вблизи фронта, в пределах которой будет изучаться интенсивность волны, отраженной от тонкого слоя, полностью определяется длительностью a волны на записи. Знание интервала Δt позволит сформулировать кинематические условия суммирования волн различных типов: в пределах определенной области Δt вблизи фронта будут суммироваться только такие продольные или поперечные, обменные однократные и многократные волны в слое, сдвиги фаз которых по отношению к вступлению волны, отраженной от верхней границы слоя, не будут превышать величины Δt . При углах падения волны на границу тонкого слоя, близких к нормальному (при $i_{1P} \approx 0 \div 25^\circ$), сдвиги фаз между волной, отраженной от кровли слоя, и всеми другими волнами, зарегистрированными в одной и той же точке поверхности наблюдения, в основном, определяются временами пробега волн в тонком слое. Поэтому при малых удалениях от источника возбуждения колебаний будут учитываться только те обменные волны, для времени запаздывания которых будет соблюдаться условие

$$\Delta t \geq \frac{r}{m} (\alpha m + \beta), \quad (1)$$

где $m = \frac{V_{2S}}{V_{2P}}$ — отношение скоростей поперечных и продольных волн в тонком слое; $r = \frac{h}{V_{2P}}$; h — мощность тонкого слоя; α и β — числа, определяющие, сколько раз волна прошла в слое соответственно в качестве P или S . При регистрации только продольных ($\beta = 0$) или только попе-

речных ($\alpha = 0$) волн в слое уравнение (1) имеет вид, аналогичный уравнению (9) работы [5]

$$\Delta t \geq \alpha r \text{ или } \Delta t \geq \frac{\beta r}{m}, \quad (2)$$

где $\alpha = 2q_P$ и $\beta = 2q_S$; q_P и q_S — соответственно, кратность продольной и поперечной волн в слое.

При больших углах падения (при $i_{1P} > 25^\circ$) сдвиги фаз между интерферирующими волнами определяются не только временами пробега волн в тонком слое, но и разницей в длинах путей в среде над тонким слоем. Поэтому на больших удалениях от источника возбуждения колебаний будут суммироваться такие обменные волны, для которых выполняется условие

$$\Delta t \geq T + t_1 + t_2, \quad (3)$$

где $T = l \left(\frac{1}{\cos i_{1P}^*} - \frac{1}{\cos i_{1P}} \right)$ — разность времен, обусловленная разницей в длинах путей в среде над тонким слоем; $t_1 = \alpha \frac{r}{\cos i_{2P}}$ и $t_2 = \beta \frac{r}{m \cos i_{2S}}$ — времена пробега волн в слое, соответственно в качестве P и в качестве S ; $t_1 + t_2$ — суммарное время пробега обменной волны в тонком слое; $l = \frac{2H}{V_{1P}}$. Кроме того, углы, входящие в уравнение (3), должны быть связаны следующим соотношением, которое вытекает из условия регистрации всех волн, удовлетворяющих условию (3) в одной и той же точке $x = 2H \operatorname{tg} i_{1P} = 2H \operatorname{tg} i_{1P}^* + \alpha h \operatorname{tg} i_{2P} + \beta h \operatorname{tg} i_{2S}$,

$$\operatorname{tg} i_{1P} = \operatorname{tg} i_{1P}^* + n \operatorname{tg} i_{2P} + \beta n \operatorname{tg} i_{2S}, \quad (4)$$

где $n = \frac{h}{2H}$. При распространении только продольных ($\beta = 0$) или только поперечных ($\alpha = 0$) волн в тонком слое, соответственно, должны соблюдаться следующие условия:

$$\left. \begin{aligned} \Delta t &\geq T + t_1 \\ \Delta t &\geq T + t_2 \end{aligned} \right\}. \quad (5)$$

Объяснения обозначений углов и других величин приведены на фиг. 1. Для определения числа суммируемых волн в каждой точке линии наблюдения удобно пользоваться номограммами. На фиг. 2 и 3 представлены примеры номограмм, рассчитанных по формулам (3—5), для модели среды, принятой при теоретических расчетах в § 3 настоящей работы. На фиг. 2 в верхней части номограмм нанесены графики $T + t_1$ (фиг. 2а) и $T + t_2$ (фиг. 2б) в функции расстояния, определяющие в каждой точке x сдвиги фаз между волной P_1P_1 , отраженной от кровли тонкого слоя, и различными многократными однородными волнами P или S в слое. По условию в каждой точке, находящейся на заданном расстоянии x , указанные сдвиги фаз не должны превышать величины Δt . Значение Δt нанесено в верхней части номограмм. В каждой точке x будут удовле-

творять кинематическому условию все те многократные однородные волны P или S в слое, кривые которых располагаются ниже значения Δt .

В нижней части номограмм для каждого значения α и β приведены графики изменения угла i_{1P}^* в функции расстояния. Параметрами номограмм служат величины α (фиг. 2а) и β (фиг. 2б). По верхней части номограмм фиг. 2 для каждого x определяется максимальная кратность и число многократных однородных (P или S) волн в слое, удовлетворяющих кинематическому условию; а по нижней части номограмм фиг. 2 определяется соответствующий диапазон изменения углов i_{1P}^* .

Для данного значения x минимальным углом i_{1P}^* мин будет угол, при котором образуется однородная волна P в слое максимальной кратности, удовлетворяющая кинематическому условию. Максимальным углом i_{1P}^* макс будет угол, при котором в данной точке x образуется двукратная однородная волна S в слое. Многократные обменные волны в слое образуются при $i_{1P}^*_{\text{обм}} < i_{1P}^*_{\text{крит}}$, где $i_{1P}^*_{\text{крит}}$ — критический угол. Когда i_{1P}^* для любых однородных волн P или S в слое не превышает $i_{1P}^*_{\text{крит}}$ значения углов $i_{1P}^*_{\text{обм}}$, при которых в данной точке x будут зарегистрированы обменные волны в слое, удовлетворяющие кинематическому условию, будут заключены в пределах

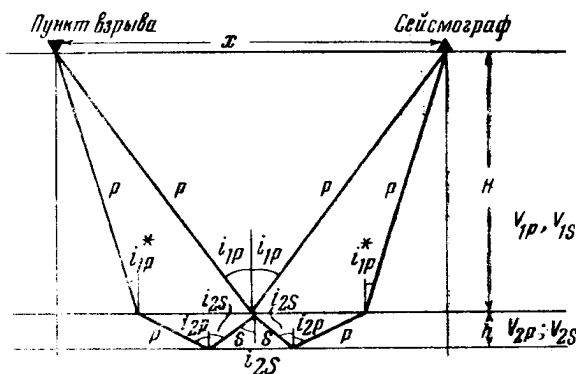
$$i_{1P}^*_{\text{макс}} > i_{1P}^*_{\text{обм}} > i_{1P}^*_{\text{мин}}.$$

Когда i_{1P}^* для однородных волн S в слое больше $i_{1P}^*_{\text{крит}}$, значения $i_{1P}^*_{\text{обм}}$ будут заключены в пределах

$$i_{1P}^*_{\text{крит}} > i_{1P}^*_{\text{обм}} > i_{1P}^*_{\text{мин}}.$$

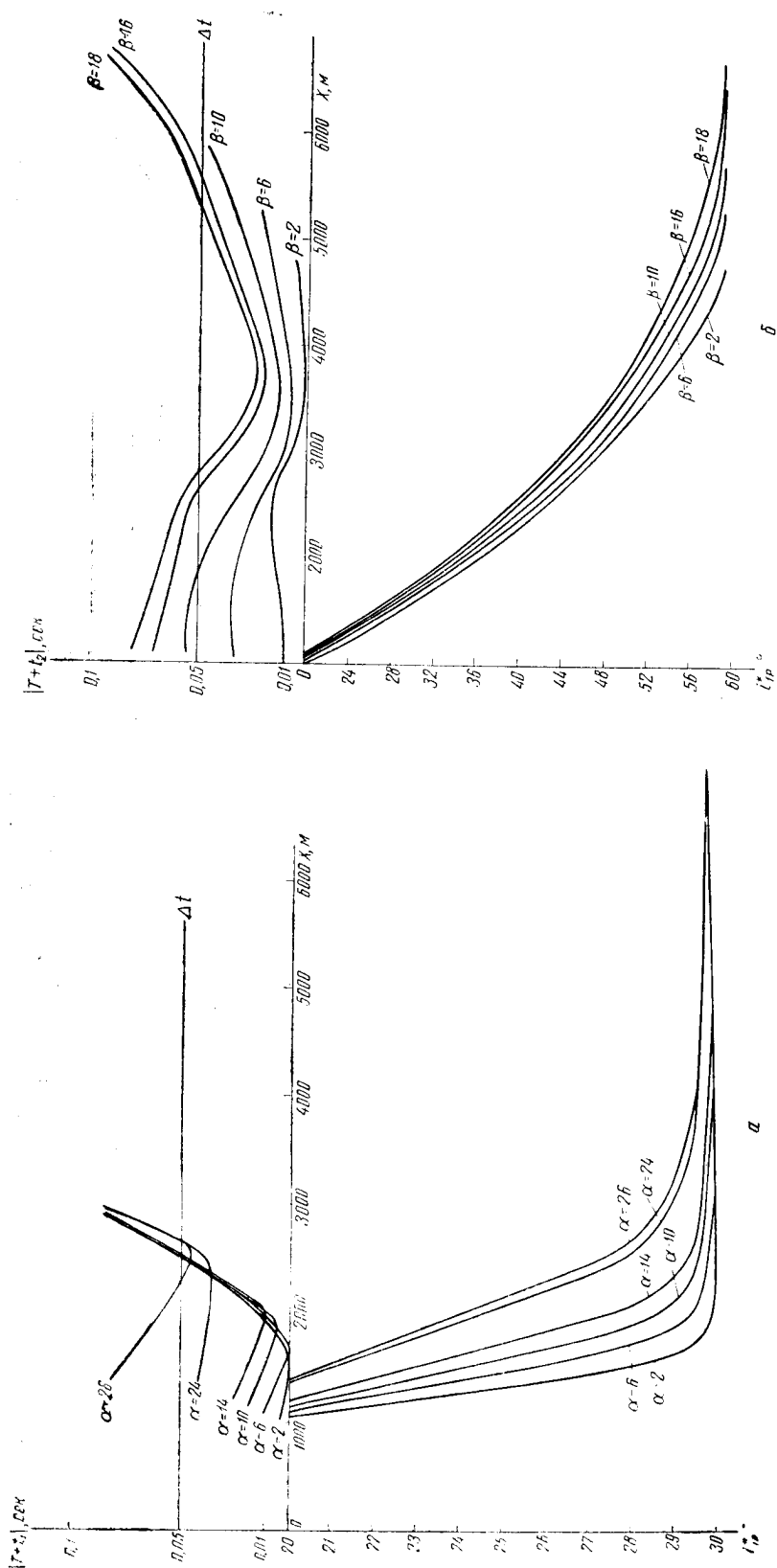
Число p_n обменных волн, соответствующих каждой однородной волне определенной кратности, может быть вычислено по известной формуле числа перестановок

$$p_n = \frac{(2q)!}{\alpha! \beta!}.$$

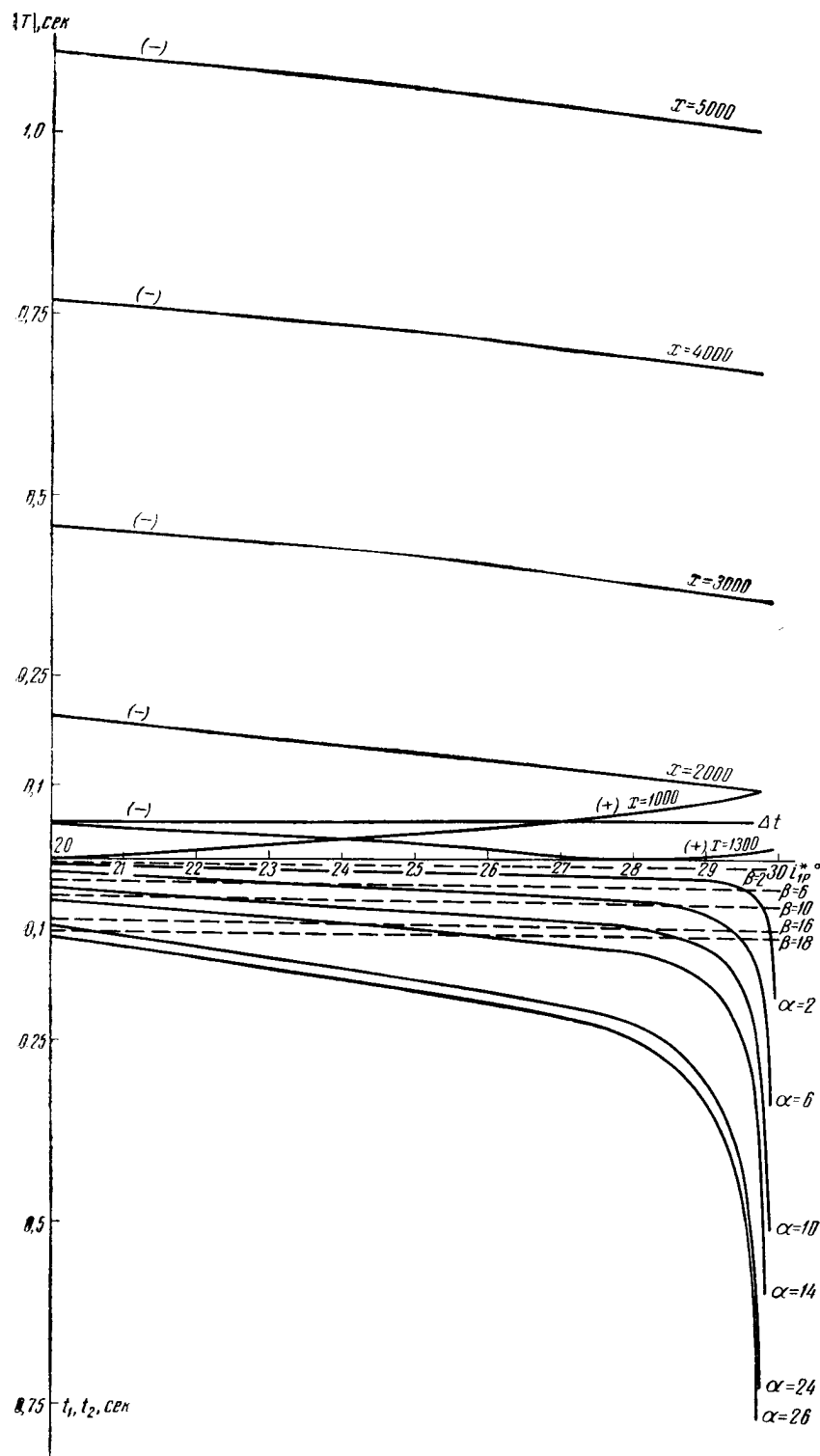


Фиг. 1. Лучевая схема.

H — глубина залегания тонкого слоя; h — мощность тонкого слоя; V_{1P} ; V_{1S} ; V_{2P} ; V_{2S} — скорости распространения продольных и поперечных волн в среде соответственно над тонким слоем и в тонком слое; i_{1P} — угол падения и отражения волны, отраженной от кровли тонкого слоя; i_{1P}^* — угол падения волны (продольных или поперечных однократных и многократных в тонком слое) на кровлю тонкого слоя; i_{2P} , i_{2S} углы между вертикалью и лучами соответственно P и S при отражении и преломлении продольных, поперечных и обменных волн в тонком слое.



Фиг. 2. К. определению кинематических условий суммирования волн на больших удалениях от источника возбуждения колебаний.



Фиг. 3. К определению кинематических условий суммирования волн на больших удалениях от источника возбуждения колебаний. Сплошные линии — кривые $t_1 = t_1(t_1^*)$; штриховые линии — кривые $t_2 = t_2(t_1^*)$.

Например, для продольной волны $P_1 P_{2222} P_1$, дважды отразившейся от подошвы тонкого слоя, $q = 2$. Определим, какое число обменных волн той же кратности образуется, если волна в слое в качестве P прошла три раза ($\alpha = 3$), а в качестве S — один раз ($\beta = 1$)

$$p_n = \frac{(2q)!}{\alpha! \beta!} = 4.$$

Число обменных волн той же кратности, но когда волна в слое прошла в качестве P два раза ($\alpha = 2$) и S — два раза ($\beta = 2$), будет $p = 6$ и т. д. При расчете числа обменных волн (особенно волн большой кратности) при $i_{1P} < 25^\circ$ должно соблюдаться следующее неравенство, вытекающее из условия (1), связывающее величины α и β с длительностью области Δt

$$\beta \leq \frac{\Delta t m}{r} - \alpha m. \quad (1a)$$

Выполнение условия (3) при вычислении обменных волн в слое, когда $i_{1P} > 25^\circ$, проверяется по номограмме фиг. 3. В нижней части номограммы фиг. 3 вычислены величины t_1 и t_2 в функции угла i_{1P}^* . В верхней части нанесены кривые модуля T , построенные для различных x . Величины T в зависимости от i_{1P}^* могут быть положительными или отрицательными (см. знак (+) или (—) на кривых T фиг. 3). Для любой обменной волны в заданном диапазоне i_{1P}^* , который определяется по нижней части номограмм фиг. 2, определяются величины t_1 и t_2 , положительные при всех i_{1P}^* . Сумма $t_1 + t_2$ откладывается в верхней части номограммы от значения T для соответствующего x , для которого определяется число суммируемых волн. Сумма $t_1 + t_2$ откладывается с учетом знака при T : при $T < 0$ сумма $t_1 + t_2$ откладывается вниз, а при $T > 0$ сумма $t_1 + t_2$ откладывается вверх от соответствующего значения T . Полученная точка в верхней части номограммы фиг. 3 дает значения $k = T + t_1 + t_2$ для данной обменной волны. Согласно условию (3), k должно быть меньше Δt .

Таким образом, на основании кинематических условий суммирования в каждой точке x линии наблюдения определится число k всех волн, которые будут регистрироваться в пределах прифронтальной области Δt .

Динамические условия. Из соображений динамики следует, что не все k волн следует учитывать при суммировании. Среди k волн, удовлетворяющих кинематическому условию, надо выделить такие отдельные волны или суммы волн, регистрируемых одновременно, интенсивность которых будет достаточно велика, чтобы влиять на интенсивность сложной волны, т. е. надо определить динамические условия суммирования в пределах области Δt .

Интенсивность U волны, отраженной от тонкого слоя, определяется как суммарная величина интенсивностей конечного числа k волн

$$U = U_1 + U_2 + U_3 + \dots + U_i + \dots + U_k, \quad (4)$$

где число k определено кинематическим условием суммирования; U_1, \dots, U_i — амплитуды волн в данный момент времени, знаки U_1, \dots, U_i могут быть разными. Все члены в правой части равенства, в силу своих

разных абсолютных значений, по-разному влияют на величину U . Наибольшей из всех по абсолютной величине обычно является U_1 , следовательно, суммировать надо такие U_i и суммы U_i , абсолютная величина которых достаточна, чтобы влиять на величину U_1 . Для объективной оценки влияния различных U_i на величину U_1 вычислим ошибки в определении каждого слагаемого суммы (4). Относительная ошибка определений амплитуд по сейсмограммам может быть рассчитана. В среднем, относительная ошибка в определении U по сейсмограммам равна $\delta U = \pm 15\%$. Теоретические расчеты U , предназначенные для сопоставления с экспериментальными данными, имеет смысл проводить с той же точностью, что и определение U по наблюдаемым сейсмограммам. Таким образом, задаваясь ошибкой δU в определении суммарной величины U , рассчитываем точность вычисления каждого слагаемого $U_1 \dots U_i$. Известно, что абсолютная ошибка суммы равна сумме абсолютных значений абсолютных ошибок слагаемых [11], т. е.

$$\varepsilon = \pm (|\varepsilon_1| + |\varepsilon_2| + \dots + |\varepsilon_i| + \dots + |\varepsilon_k|). \quad (5)$$

При расчетах можно допустить, что $|\varepsilon_1| = |\varepsilon_2| = \dots = |\varepsilon_i| = \dots = |\varepsilon_k|$, тогда $\varepsilon = \pm k|\varepsilon_k|$, где k — число слагаемых. Полагая U_1 достаточно близким к U (приближенные расчеты указывают на законность данного допущения) и вычисляя среднее значение $U_{\text{ср}} \approx U$ в заданном интервале расстояний, можно определить ε

$$\varepsilon = \pm (\delta U \cdot U_{\text{ср}}), \quad (6)$$

отсюда определится ε_k

$$\varepsilon_k = \pm \frac{\delta U \cdot U_{\text{ср}}}{k}. \quad (7)$$

Для каждого из слагаемых, входящих в формулу (4) и определяющихся теперь, как $U_1 \pm \varepsilon_k$; $U_2 \pm \varepsilon_k$; $\dots U_i \pm \varepsilon_k$; $\dots U_k \pm \varepsilon_k$, можно рассчитать относительные ошибки. Знание ошибок в определении каждого из слагаемых позволяет сформулировать динамические условия суммирования: в сумме следует учитывать такие члены (или такие суммы членов одного знака), для которых удовлетворяется условие

$$\frac{U_i}{U_1} > \delta U_1, \quad (8)$$

где U_i и U_1 — смещения волн в один и тот же фиксированный момент времени.

§ 2. РАСЧЕТ ИНТЕНСИВНОСТИ ВОЛН, СОСТАВЛЯЮЩИХ СЛОЖНУЮ ВОЛНУ, ОТРАЖЕННУЮ ОТ ТОНКОГО СЛОЯ

При расчетах интенсивности каждой отдельной волны, слагающей отраженную волну от тонкого слоя, границы тонкого слоя принимаются за границы полупространства. Это позволяет использовать методику расчета теоретических сейсмограмм, предложенную Л. Н. Малиновской в работах [12, 13]. В указанных работах были преобразованы и упрощены

исходные формулы, полученные в работе [10], и дана физическая трактовка величин, входящих в формулы. Окончательный вид формул для расчета вертикальной компоненты смещения почвы на дневной поверхности следующий:

$$w = \rho_{F_w} [\cos \varphi_{F_w} \cdot Q(t) + \sin \varphi_{F_w} P(t)], \quad (9)$$

ρ_{F_w} и φ_{F_w} — соответственно модули и аргументы функции $F_w(\xi)$,

$$F_w(\xi) = \frac{1}{R} L_w A_1 A_2 \dots A_n A_0^w, \quad (9a)$$

где $1/R$ — функция расхождения; A_1, A_2, \dots, A_n — коэффициенты отражения и преломления на различных границах раздела; A_0^w — коэффициент, учитывающий влияние свободной поверхности; L_w — коэффициент, учитывающий направленность излучения в источнике и переход от полного вектора смещения к его компонентам; $Q(t), P(t)$ — функции, определяющие форму записи [12, 13].

В реальных средах существенное влияние на характер изменения амплитуд оказывает поглощение в среде. В настоящее время нет строгого решения волнового уравнения для неидеальноупругой среды. Поэтому можно использовать только приближенный способ представления смещений в поглощающей среде. Формулы расчета смещений в этом случае имеют вид

$$w = \rho_{F_w} Q(t) e^{-\alpha \Delta} \text{ при } i < i_{кр}, \quad (10)$$

$$w = \rho_{F_w} [\cos \varphi_{F_w} Q(t) + \sin \varphi_{F_w} P(t)] e^{-\alpha \Delta} \text{ при } i > i_{кр}, \quad (11)$$

где Δ — путь волны и α — коэффициент поглощения в среде над тонким слоем. Поглощение в слое не учитывается. Следует отметить, что экспонента рассчитывается для преобладающих частот колебаний на записи, или для частоты максимума спектра.

Приведенные формулы (10) и (11) дают возможность определять смещения в прифронтной области на значительных расстояниях от источника и от начальной точки головной волны. По формуле (10) определяются смещения до начальной точки, а по формуле (11) — после начальной точки. В сейсморазведке изучаются волны, отраженные от границ, расположенных на некоторой глубине, поэтому смещение волн определяется всегда на значительных удалениях от источника возбуждения колебаний. Размеры области вблизи начальной точки, в которой формулы (10) и (11) неверны, могут быть определены по формуле (4,49) работы [10].

Для каждой отдельной волны, участвующей в образовании сложной волны, отраженной от тонкого слоя, прежде всего, рассчитывается по формуле (4,49) работы [10] область, в которой формулы (10), (11) неверны. Затем, используя предложенную Л. Н. Малиновской методику расчетов смещений волн, определяется интенсивность каждой отдельной волны. Зная сдвиги фаз между волнами, можно рассчитать суммарную волну, отраженную от тонкого слоя.

§ 3. ПРИБЛИЖЕННЫЙ РАСЧЕТ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ СЕЙСМОГРАММ ПРОДОЛЬНЫХ ВОЛН, ОТРАЖЕННЫХ ОТ ТОНКОГО СЛОЯ

Институтом физики Земли в 1956 г. проводились экспериментальные исследования с целью изучения особенностей волн, возникающих в тонко-слоистых средах. Были получены сведения о характере динамических особенностей продольных волн, отраженных от тонкого слоя. Для сопоставления с экспериментальными данными были рассчитаны теоретические сейсмограммы продольных волн, отраженных от тонкого слоя, при различных удалениях от пункта взрыва.

Модель среды, принятая при теоретических расчетах. В настоящее время нет методов, позволяющих проводить расчет теоретических сейсмограмм с учетом всех особенностей реальных сред. Поэтому при расчетах на основании сейсмогеологических данных составляется идеализированная модель среды, в которой, по возможности, так учитываются особенности реальной среды, чтобы модель могла быть исследована с помощью имеющегося математического аппарата. Для составления модели многослойной среды необходимо знать мощности слоев, скорости распространения продольных и поперечных волн в этих слоях, углы наклона слоев. Особое значение имеет знание скоростей у границ раздела, поэтому соотношение скоростей на границах раздела должно быть определено наиболее точно.

Для теоретических расчетов была принята следующая модель среды, полученная на основании данных экспедиций Института физики Земли¹:

слой 1 — мощность $H_1 = 1350$ м, скорость распространения продольных волн в слое 1 $V_{1P} = 2500$ м/сек.

слой 2 — мощность $h_2 = 15$ м, скорость распространения продольных волн в слое 2 $V_{2P} = 5000$ м/сек.

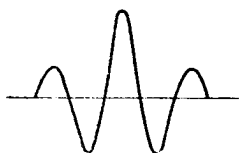
слой 3 — мощность $h_3 = 500$ м, скорость распространения продольных волн в слое 3 $V_{3P} = 3600$ м/сек.

Отношение скоростей продольных и поперечных волн в слоях было выбрано равным $V_P/V_S = \sqrt{3}$. При определении скоростей по годографам обменных отраженных волн [14] были получены величины отношения скоростей, сравнительно близкие к указанной величине V_P/V_S .

Теоретические сейсмограммы были рассчитаны для продольных волн, отраженных от тонкого слоя 2, и сопоставлены с соответствующими экспериментальными данными. При расчетах использовались формулы (10) и (11). Форма смещения $Q(t)$ в падающей волне, распространяющейся от

¹ Работы экспедиции проводились на участках с известным сейсмогеологическим разрезом -- на участках много глубоких скважин, были проведены сейсмические и сейсмокаротажные работы. Однако, из-за недостаточной детальности обычных сейсмокаротажных работ не могли быть получены сведения о значениях скоростей в тонком слое (мощностью 15 м). При проведении сейсмических работ (КМНВ) производственными партиями были получены данные о величинах V_P в тонком слое.

источника, была выбрана в виде колебания, состоящего из пяти экстремумов, аналогичного колебанию, приведенному в работе Л. Н. Малиновской [13] (см. фиг. 4). Период в падающей волне принимался постоянным и равным $T = 0,02 \text{ сек.}$ Коэффициент поглощения α в среде, покрывающей тонкий слой, был выбран равным $\alpha = 0,0004 \text{ 1/м.}$ Абсолютные амплитуды волн, зарегистрированных на сейсмограммах, определяются рядом таких изменяющихся факторов, как величина заряда, чувствитель-



Фиг. 4. К определению динамических условий суммирования волн в пределах области Δt .

ность аппаратуры и т. д. На практике обычно изучается только относительное изменение амплитуд волн в зависимости от расстояния или времени регистрации. В связи с этим при теоретических расчетах рассматривались не абсолютные, а относительные амплитуды. Величины амплитуд (приведенные ниже) даны в некоторых условных единицах. Теоретическая сейсмограмма рассчитывалась на интервале расстояний $0-4500 \text{ м.}$

Начальные точки продольной головной волны $P_1P_2P_1$ при $x = 1540 \text{ м.}$, обменной головной волны $P_1S_2P_1$ при $x = 4700 \text{ м.}$

Кинематические условия. Просмотр материала, полученного с широкополосной аппаратурой, показал, что в основном на значительных площадях длительность колебаний отраженной волны на записи равна $a = 0,05 \text{ сек.}$ Протяженность области Δt , в которой следует суммировать простые волны, составляющие сложную отраженную от тонкого слоя волну, определится как $\Delta t = 0,05 \text{ сек.}$ Следовательно, интерферировать будут такие волны, сдвиги фаз которых по отношению к вступлению волны, отраженной от верхней границы, не будут превышать $0,05 \text{ сек.}$ Например, при $x = 1200 \text{ м}$ для настоящей модели среды в интервале $\Delta t = 0,05 \text{ сек}$ будут интерферировать около 1000 волн, т. е. $k = 1000$.

Динамические условия суммирования. Определяется среднее значение $u_{1P_1P_1}$ в заданном интервале расстояний¹. В данном частном случае интервал расстояний изменяется от 0 до 4500 м ($\Delta x = x_2 - x_1 = 3,7 H$, где H — глубина залегания тонкого слоя). В этом интервале $u_{1P_1P_1 \text{ ср}} = 55 \cdot 10^{-6}$ (примерно равно u_1 при $x = 1200 \text{ м.}$). Полагая, что относительная ошибка в определении амплитуд суммарной волны равна $\delta u = \pm 15\%$, определяем $\epsilon = \pm 8,2 \cdot 10^{-6}$ и $\epsilon_k \simeq \pm 1,0 \cdot 10^{-8}$ (при $k = 1000$). Следовательно, с точностью до $1 \cdot 10^{-8}$ должны быть определены смещения всех волн, составляющих отраженную волну. Значения ϵ_k позволяют рассчитать точность вычислений каждого члена, входящего в выражение для $F_w(\epsilon)$ (см. § 2)

$$\epsilon_k = \pm \epsilon_1 \left[\left| \prod_1^n A \right| + |L_w| + \left| \frac{1}{R} \right| + |A_0^w| + |e^{-\Delta x}| \right]. \quad (15)$$

¹ u — здесь и далее имеет смысл вертикальной составляющей той или иной волны.

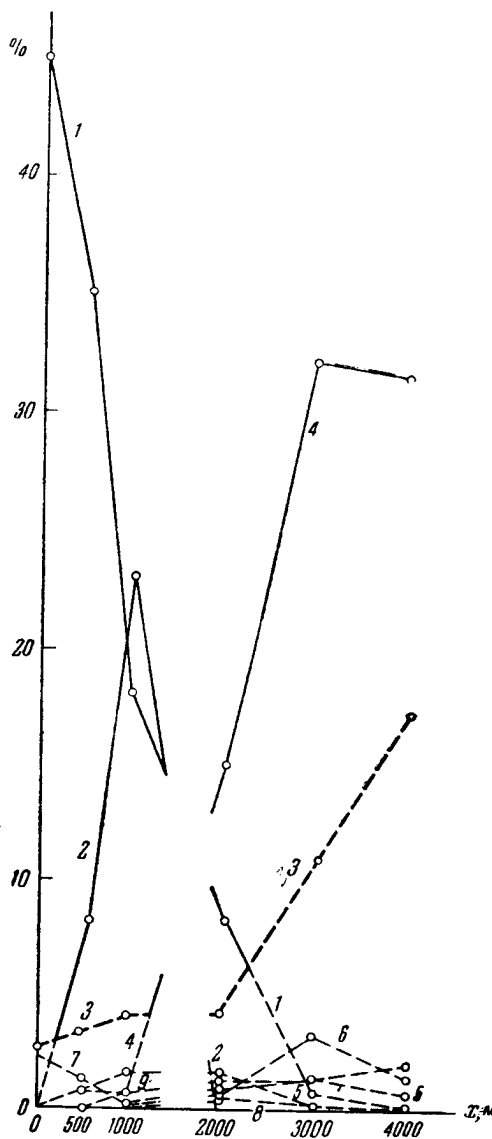
Все сомножители определяются с одной и той же точностью. В среднем каждый из сомножителей должен быть определен с точностью до $\varepsilon_1 \approx 0,3 \cdot 10^{-8}$. Так как при расчетах были использованы таблицы коэффициентов отражения и преломления, рассчитанные с точностью до единиц шестого знака, то пришлось понизить точность расчетов и принять $\varepsilon_1 = 1 \cdot 10^{-6}$, тогда $\varepsilon_k = \pm 3 \cdot 10^{-6}$.

Дальнейшие расчеты позволили снизить число суммируемых волн и показали, что подобное понижение точности расчета смещений отдельных простых волн не понижает точности определения амплитуд суммарной

Фиг. 5.

$$\begin{aligned}
 1 &= A_{P_1 P_{22} P_1} / A_{P_1 P_1}; \\
 2 &= A_{P_1 S_{22} P_1} + P_1 P_2 S_{22} P_1 / A_{P_1 P_1}; \\
 3 &= \delta A_{P_1 P_1}; \quad 4 = A_{P_1 S_{22} P_1} / A_{P_1 P_1}; \quad 5 = \\
 &= A_{P_1 P_{22} P_1} / A_{P_1 P_1}; \quad 6 = A_{P_1 S_{22} P_1} / A_{P_1 P_1}; \\
 7 &= \frac{A_{\text{сумма I}}}{A_{P_1 P_1}}; \quad A_{\text{сумма I}} = A_{P_1 P_{22} S_2 P_1} + \\
 &+ A_{P_1 P_{22} S_2 P_1} + A_{P_1 P_{22} S_2 P_1} + \\
 &+ A_{P_1 S_2 P_{22} P_1}; \quad 8 = \frac{A_{\text{сумма II}}}{A_{P_1 P_1}}; \\
 A_{\text{сумма II}} &= A_{P_1 S_{22} P_2 P_1} + A_{P_1 S_{22} P_2 P_1} + \\
 &+ A_{P_1 S_{22} P_2 P_1} + A_{P_1 P_2 S_{22} P_1}; \quad 9 = \\
 &= \frac{A_{\text{сумма III}}}{A_{P_1 P_1}}; \quad A_{\text{сумма III}} = \\
 &= A_{P_1 P_{22} S_{22} P_1} + A_{P_1 P_{22} S_{22} P_1} + \\
 &+ A_{P_1 S_{22} P_{22} P_1} + A_{P_1 S_{22} P_{22} P_1} + \\
 &+ A_{P_1 S_2 P_{22} S_2 P_1}.
 \end{aligned}$$

Индексом 1 обозначается среда, покрывающая тонкий слой, индексом 2 — тонкий слой. Область разрыва кривых — область Δx вблизи начальной точки (ит), в которой формулы (10) и (11) неверны. Для данного примера $\Delta x = 500$ м.



отраженной волны. Для того, чтобы определить на каждом интервале Δx число волн, удовлетворяющих динамическому условию, в некоторых точках вдоль линии наблюдения были рассчитаны смещения различных однократных и двукратных продольных, поперечных и обменных волн в слое. Кроме того, для $x = 1000$ м были рассчитаны интенсивности всех волн ($k = 1380$), зарегистрированных в пределах области Δt . Расчеты показали, что суммарная интенсивность всех волн, кратность кото-

рых больше двух, составляет только 0,7% от интенсивности волны P_1P_1 , отраженной от кровли тонкого слоя (при $x = 1000$ м $\delta u_{P_1P_1} = 4\%$). В связи с этим на фиг. 5 представлены графики $\frac{A_n}{A_{P_1P_1}} = f(x)$, полученные только для однократных и двукратных продольных, поперечных и обменных волн в слое, — всего для 21 волны. Рассмотрение фиг. 5 дает возможность определить число волн, которые следует суммировать при различных расстояниях от источника. Вблизи источника колебаний при Δx от 0 до 250 м необходимо суммировать только две волны P_1P_1 и $P_1P_{22}P_1$; при Δx от 250 до 1250 м достаточную интенсивность приобретают обменные волны $P_1S_2P_2P_1$ и $P_1P_2S_2P_1$, которые регистрируются одновременно. При Δx от 1800 до 2250 м суммируются три волны P_1P_1 ; $P_1P_{22}P_1$ и $P_1S_{22}P_1$, а в интервале Δx от 2250 до 4000 м и далее только две волны — P_1P_1 и $P_1S_{22}P_1$.

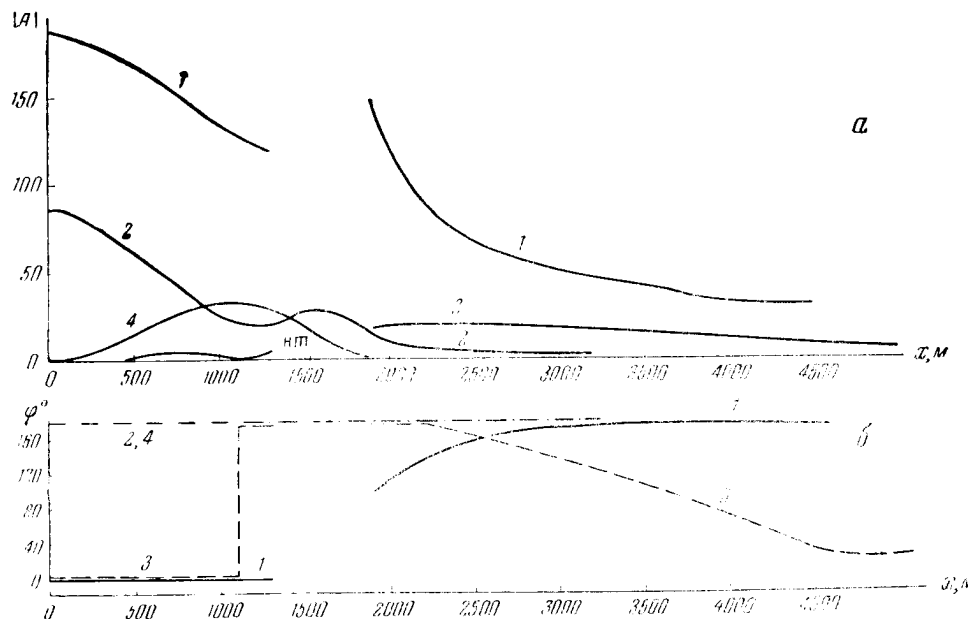
Таким образом, до области начальной точки в образовании сложной волны, отраженной от тонкого слоя, участвуют, в основном, продольные волны P_1P_1 и $P_1P_{22}P_1$, роль обменных волн подчиненная. Область, в которой они обладают значительной амплитудой (порядка 20% от интенсивности волны P_1P_1), очень узкая. В среднем, интенсивность обменных волн в этой области составляет примерно 10% от интенсивности волны P_1P_1 . За начальной точкой роль обменных волн значительно возрастает. Волна $P_1P_{22}P_1$ обладает очень малой интенсивностью и может не учитываться при суммировании. Основную энергию в этой области несут две волны — продольная P_1P_1 и обменная $P_1S_{22}P_1$, причем интенсивность обменной волны составляет 25—30% от интенсивности продольной волны P_1P_1 . Таким образом, если до начальной точки интенсивность обменных волн невелика по сравнению с интенсивностью продольных волн, и исключение обменных волн при расчете суммарной волны не влечет за собой значительных ошибок в определении амплитуды сложной волны, то за начальной точкой обменные волны нельзя не учитывать. Интенсивность их значительна, и, кроме того, форма обменных волн меняется от точки к точке, что должно сказаться на форме суммарной волны.

Итак, в образовании волны, отраженной от тонкого слоя, главным образом участвует очень небольшое число волн. Число k суммируемых волн разное при разных удалениях от источника колебаний. Максимальное значение $k = 4$, минимальное $k = 2$. Относительная ошибка вычисления суммарной волны при $k = 4$ будет равна $\delta u = 12\%$, а при $k = 2$ — $\delta u = 17\%$. Относительная ошибка δu вычисляется по формуле (7).

§ 4. РЕЗУЛЬТАТЫ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ РАСЧЕТОВ И СООПЛАВЛЕНИЕ С ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫМИ ДАННЫМИ

Согласно динамическим условиям суммирования были рассчитаны амплитуды волн, участвующих в образовании волны, отраженной от тонкого слоя, в интервале расстояний 0—4500 м. На фиг. 6а приведен график изменения максимальных амплитуд различных волн в функции

расстояния. Данные о фазовых углах приведены на фиг. 6б. Волна P_1P_1 является доминирующей на всем интервале наблюдений. Амплитуда волны P_1P_1 значительно убывает с расстоянием, причем наиболее сильно в области начальной точки на интервале 2000—2500 м. При $x > 2500$ м наблюдается менее резкое убывание амплитуды с расстоянием. График



Фиг. 6. Графики $|A| = f(x)$.

$$1 - P_1P_1; 2 - P_1P_2P_1; 3 - P_1S_2S_2P_1; 4 - P_1P_2S_2P_1 + P_1S_2P_2P_1$$

Область разрыва кривых — область вблизи начальной точки продольной головной волны P_{121} , в которой формулы (10) и (11) неверны; протяженность ее $\Delta x = 500$ м.

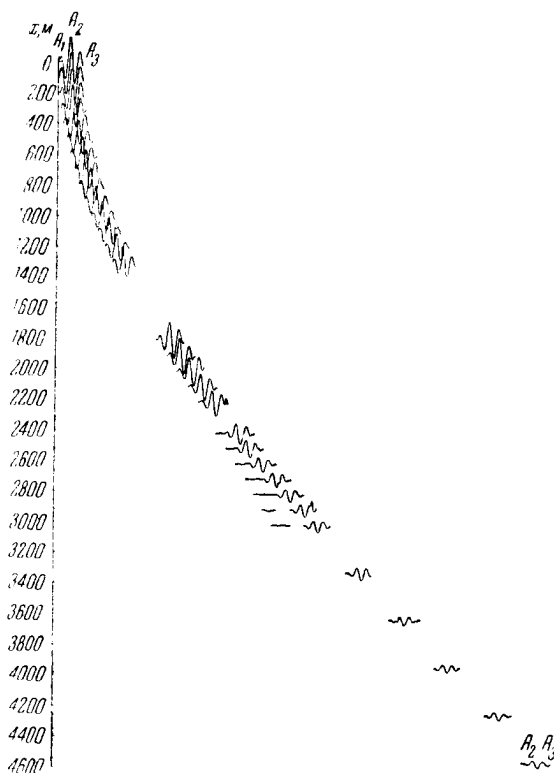
$A = A(x)$ волны $P_1P_{22}P_1$ практически параллелен графику амплитуд волны P_1P_1 при x от 0 до 1000 м. Затем наблюдается некоторое возрастание амплитуд при x равном 1200—1800 м и далее резкое убывание до очень малых значений. Резкие изменения в графиках амплитуд наблюдаются у волн $P_1S_2P_2P_1$ и $P_1P_2S_2P_1$, регистрируемых одновременно. Волна $P_1S_{22}P_1$ до $x = 2000$ м характеризуется очень малой интенсивностью. При x от 2000 до 4500 м амплитуда волны медленно убывает с расстоянием. При $x > 1800$ м волны P_1P_1 и $P_1S_{22}P_1$ регистрируются за начальной точкой продольной головной волны $P_1P_2P_1$ и форма записи их меняется с изменением расстояния. Об изменении формы записи этих волн при $x > 1800$ м можно судить по изменению фазового угла $\varphi = \varphi(x)$ (фиг. 6б). Для волны P_1P_1 при x от 2000 до 2500 м φ меняется сильно, а затем практически остается неизменным. Для волны $P_1S_{22}P_1$ на всем интервале 2000—4500 м аргумент резко убывает и только при $x > 4500$ м остается постоянным. Резкое изменение $\varphi = \varphi(x)$ для волны $P_1S_{22}P_1$ свидетельствует о значи-

тельном изменении формы записи. Об этом можно судить по стандартным кривым, приведенным в работе [13] для используемого нами импульса.

Таким образом, на всем интервале наблюдений наиболее устойчивой, исключая область x от 2000 до 2500 м, с точки зрения корреляции и самой интенсивной является волна P_1P_1 . До области начальной точки особенности суммарной волны, в основном, определяются особенностями продольных волн P_1P_1 и $P_1P_{22}P_1$, и в некоторой части обменными волнами $P_1P_2S_2P_1$ и $P_1S_2P_2P_1$. За начальной точкой особенности суммарной волны определяются особенностями продольной волны P_1P_1 и обменной волны $P_1S_{22}P_1$, т. к. интенсивность ее в этой области достаточна, чтобы влиять на особенности доминирующей волны P_1P_1 .

Форма записи обменной волны $P_1S_{22}P_1$ за начальной точкой волны P_{121}

наиболее сильно меняется при изменении x , поэтому очевидно, что форма записи и характер корреляции суммарной волны также будут меняться с расстоянием. Таким образом, за начальной точкой особенности изменения формы записи и корреляции суммарной волны, в основном, определяются особенностями обменной волны $P_1S_{22}P_1$.



Фиг. 7. Теоретическая сейсмограмма продольной волны, отраженной от тонкого слоя.

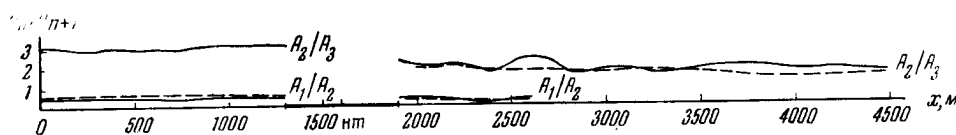
Теоретическая сейсмограмма и экспериментальные данные

С учетом времен запаздывания волн, участвующих в образовании волны, отраженной от тонкого слоя, была рассчитана и построена сейсмограмма суммарной волны

(фиг. 7). Рассмотрение теоретических сейсмограмм и серии построенных графиков, которые описываются ниже, показывает, что особенности записи отраженной волны до области начальной точки и после нее различны.

Форма записи

Теоретические данные. До области начальной точки отраженная волна характеризуется простой формой записи, близкой к форме падающей волны. Значительных осложнений в характере записи не наблюдается. При изменении расстояния форма записи волны не меняется. Отношение амплитуд различных фаз в интервале 0—1200 м остается неизменным (фиг. 8). За областью начальной точки отраженная волна характеризуется сложной формой. В интервале 1800÷4500 м форма записи отраженной волны осложнена дополнительными максимумами и минимумами и отличается от формы записи падающей волны (фиг. 7). Характер самого колебания изменяется от точки к точке. Наиболее сильно меняется форма



Фиг. 8. Графики отношения амплитуд фаз продольной волны, отраженной от тонкого слоя (сплошная линия) и от границы полупространства (штриховая линия). Область разрыва — область вблизи начальной точки, в которой формулы (10) и (11) неверны.

записи при $x > 2400$ м; с расстоянием изменяется и соотношение амплитуд различных фаз (фиг. 8). Особенно значительно искажаются первая и третья фазы колебания. Первый максимум так резко меняется по форме и по амплитуде, что при $x > 2600$ м первая фаза, как таковая, пропадает, и если при x равном 1800 ÷ 2500 м вступление волны было направлено вверх, то при $x > 2600$ м вступление волны направлено вниз¹ (фиг. 7).

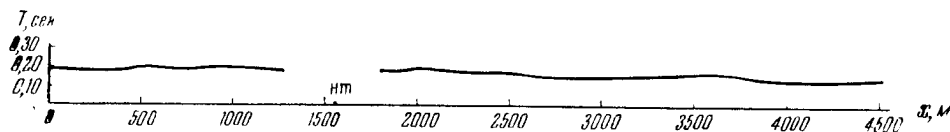
Эксперимент. Рассмотрение экспериментального материала показало, что форма записи наблюдаемой волны остается неизменной на всем интервале 0 — 1200 м. За начальной точкой при экспериментальных исследованиях отраженная волна не была зарегистрирована.

Периоды

Теоретические данные. Преобладающие периоды на записи до начальной точки практически постоянны, а за начальной точкой изменяются в сторону уменьшения значений. Таким образом, за начальной точкой при удалении от источника возбуждения колебаний спектр отраженной волны обогащается более высокочастотными компонентами (фиг. 9). Последнее, очевидно, можно объяснить специфическим результатом суммирования различных волн.

¹ Амплитуды различных фаз измерялись от максимума до минимума. При $x = 2600$ м первый максимум равен нулю, а величина первого минимума отлична от нуля. Поэтому в графиках $A_n/A_{n+1} = f(x)$ величина отношения, а в графиках $A = A(x)$ величина A при $x = 2600$ м имеет конечное значение.

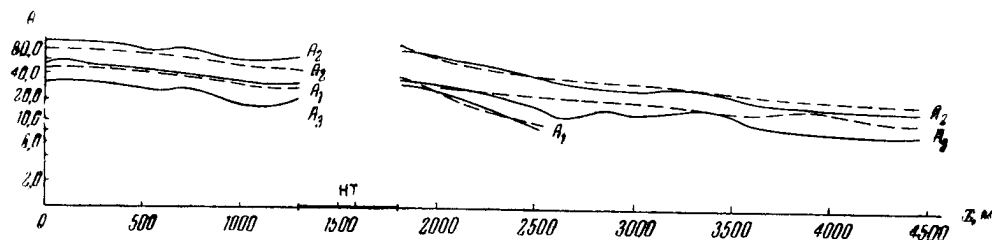
Эксперимент. По экспериментальным данным преобладающие периоды на записи до начальной точки так же неизменны.



Фиг. 9. График зависимости периода от расстояния.

Изменение амплитуд волны с расстоянием

Теоретические данные. По теоретическим сейсмограммам были построены графики изменения амплитуд различных фаз волны с расстоянием. До начальной точки отмечается медленное изменение амплитуд,



Фиг. 10. Графики изменения амплитуд продольной волны A , отраженной от тонкого слоя (сплошная линия) и от границы полупространства (штриховая линия). Область вблизи начальной точки (жирная линия) — область, в которой формулы (10) и (11) неверны.

примерно одинаковое для всех фаз колебаний (фиг. 10). На участке 0—1200 м амплитуда убывает в 1,6 раза.

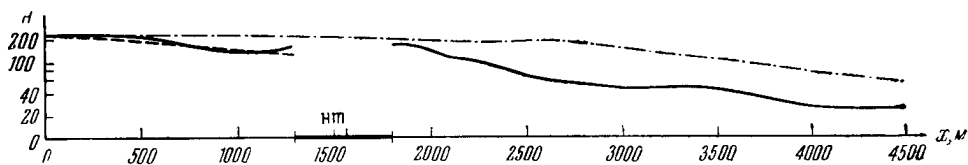
За начальной точкой в пределах $x = 1800—4500$ м не наблюдается плавного изменения амплитуд с расстоянием. Графики $A = A(x)$ характеризуются сложной формой (фиг. 10). Наиболее сложный характер графиков $A = A(x)$ отмечается для третьей фазы колебания.

Из фиг. 10 видно, что за начальной точкой происходит перераспределение энергии внутри колебания. До начальной точки на интервале 0—1200 м самой интенсивной является вторая фаза, затем идет первая, а самой малоинтенсивной является третья фаза колебания. За начальной точкой вторая фаза остается доминирующей в колебании, но возрастает интенсивность третьей фазы, которая по амплитуде превосходит первую фазу (фиг. 10).

Таким образом, за начальной точкой наименее сильно меняются особенности второй фазы колебания, а наиболее сильно особенности третьей фазы. Подобное явление может быть объяснено интерференцией волн P_1P_1 и $P_1S_{22}P_1$. В области второй фазы волны P_1P_1 , мало меняющейся по форме, регистрируются начальные малоинтенсивные фазы волны $P_1S_{22}P_1$, которые не оказывают существенного влияния на особенности

второй фазы суммарной волны. В области третьей фазы волны P_1P_1 регистрируются максимальные фазы волны $P_1S_{22}P_1$. В результате наложения интенсивных, сильно изменяющихся по форме фаз волны $P_1S_{22}P_1$ на третью фазу волны P_1P_1 , последняя значительно искажается, а особенности третьей фазы суммарной волны резко меняются вдоль линии наблюдений.

Амплитуда всех фаз за начальной точкой значительно быстрее убывает с расстоянием, чем до начальной точки. Если до начальной точки амплитуда второй максимальной фазы убывала на интервале $\Delta x = 1200$ м (0—1200 м), в 1,6 раза, то за начальной точкой на таком же



Фиг. 11. Сопоставление теоретических и экспериментальных кривых, построенных для следующих случаев:

1 — теоретический расчет для случая твердой среды (сплошная линия); 2 — теоретический расчет — акустический случай (штрих-пунктирная линия); 3 — экспериментальный график (штриховая линия). В окрестности начальной точки (нт), формулы (10) и (11) для расчета амплитуд неверны.

интервале $\Delta x = 1200$ м (1800—3000 м) амплитуда той же второй фазы убывает в 3,7 раза, а на всем интервале 1800—4500 м амплитуда убывает в 6 раз.

Амплитуды различных фаз убывают с расстоянием по-разному. Наиболее сильно убывает первая фаза колебания, и, как уже было сказано ранее, при $x > 2600$ м первый максимум совсем пропадает на записи. Резкое изменение амплитуд с расстоянием за начальной точкой объясняется следующим: 1) до начальной точки изменение амплитуд с расстоянием определяется только изменением функции $F_w(\xi)$ (см. § 2), т. к. форма записи волны остается неизменной [12]; 2) за начальной точкой изменения амплитуд определяются не только изменением функции $F_w(\xi)$, но и функциями, определяющими форму записи $Q(t)$ и $P(t)$ (см. § 2 и [12, 13]). Рассмотрение стандартных кривых, приведенных в работе [13], показывает, что амплитуды различных фаз убывают с изменением φ . Таким образом за начальной точкой убывание амплитуд с расстоянием, определяющееся изменением $F_w(\xi)$, усугубляется убыванием амплитуд, определяющимся изменением формы записи волны.

Сопоставление данных теории с экспериментом. Характер изменения максимальной амплитуды A_2 теоретической сейсмограммы с расстоянием был сопоставлен с данными эксперимента и теоретическими расчетами для акустического случая. На фиг. 11, кроме кривой для случая твердой среды (кривая A_2) нанесена экспериментальная¹ и теоретическая кривые

¹ Сводная экспериментальная кривая изменения амплитуды отраженной волны построена по способу, описанному в [16].

изменения амплитуды волны, отраженной от тонкого слоя, рассчитанная И. С. Берзон для акустического случая (жидкие среды) [15]. Для акустического случая расчеты велись для тех же параметров среды (скорости продольных волн, мощности слоев, коэффициента поглощения α), что и для случая твердой среды. Сводка данных об изменениях амплитуд по всем графикам на различных интервалах дана в табл. 1.

Таблица 1

$x, м$	Изменение амплитуд на данном интервале		
	экспериментальные данные	теоретические данные	
		твердая среда	жидкая среда
0—500	в 1,2 раза	в 1,1 раза	1,0
500—1200	в 1,7 раза	в 1,6 раза	в 1,1 раза
1800—3000		в 3,7 раза	в 1,3 раза
3000—3500		в 1,0 раз	в 1,3 раза
3500—4500		в 1,8 раза	в 2 раза

Рассмотрение таблицы показывает, что на интервале 0—500 м все графики практически совпадают. Амплитуды волн на этом участке почти не меняются. На интервале 500—1200 м характер графиков различен. Теоретические данные для случая твердой среды хорошо согласуются с экспериментальными данными на всем интервале до области начальной точки ($x = 0$ —1200 м). Амплитуда на этом интервале убывает по экспериментальным данным в 1,7 раза, а по теоретическим в 1,6 раза. Теоретический график, рассчитанный для акустического случая, дает более медленное убывание амплитуды на этом интервале (в 1,1 раза). За областью начальной точки можно сопоставить только данные двух теоретических графиков. Форма приведенных кривых и степень убывания амплитуд с расстоянием, рассчитанных разными способами, различна (фиг. 11, табл. 1). В основном, по кривой, рассчитанной для случая твердых сред, отмечается более резкое изменение амплитуды с расстоянием на интервале 1800—4500 м, для случая твердых сред амплитуда убывает в 6 раз, а для акустического случая на этом же интервале амплитуда убывает в 3,5 раза.

Коррелируемость отраженной волны

Теоретические данные. Из всего изложенного можно сделать выводы о характере корреляции волны до и после начальной точки. До начальной точки слабое убывание амплитуды с расстоянием, постоянство формы записи дают возможность уверенно коррелировать отраженную волну. За начальной точкой особенности волны меняются с расстоянием. Однако, в области расстояний x , равных 2000—2400 м, отраженная волна характеризуется большей интенсивностью, чем в области до начальной точки и сравнительно небольшой изменчивостью особенностей максимальных фаз

колебаний. В этом интервале отраженная волна за начальной точкой коррелируется уверенно. При $x > 2400$ м резкое убывание амплитуды волны с расстоянием, обусловившее малую интенсивность волны, изменение формы записи и направления вступления колебания значительно затрудняют корреляцию отраженной волны. На практике, когда отраженная волна регистрируется на фоне различных помех, все указанные факторы практически сделают невозможным обнаружение и прослеживание отраженной волны на указанных расстояниях за начальной точкой.

Эксперимент. Изучение экспериментального материала показало, что во всей области до начальной точки отраженная волна четко и уверенно прослеживается на записи. За начальной точкой отраженная волна не была зарегистрирована, и на записях наблюдалась только преломленная волна, соответствующая тонкому слою, — волна $P_1P_2P_1$. Из теоретических расчетов следует, что отраженная волна за начальной точкой может быть отмечена на записях только при x , равных 2000—2400 м. Однако, из рассмотрения времен пробега следует, что при 1540—2750 м отраженная и преломленная волны интерферируют друг с другом. Таким образом, на экспериментальных сейсмограммах отраженная волна в качестве самостоятельной волны не могла быть выделена на записях. Зарегистрирована ли была отраженная волна за начальной точкой при $x > 1540$ м сказать трудно. В связи с тем, что в области начальной точки не наблюдается каких-либо изменений особенностей записи, которые могли быть вызваны интерференцией отраженной и преломленной волн, более вероятно, что при $x > 1540$ м регистрируется только одна преломленная волна. Следовательно, теоретические данные о наличии четкой отраженной волны за начальной точкой, вблизи нее, по всей вероятности, не подтверждаются данными эксперимента.

Отсутствие отраженной волны на экспериментальных сейсмограммах за начальной точкой, на некотором расстоянии от нее, может быть объяснено теоретическими данными.

Таким образом, сопоставление двух теоретических способов друг с другом и с экспериментальными данными показывает следующее:

1) До начальной точки данные об особенностях отраженной волны, полученные в результате теоретических расчетов для случая твердой упругой среды, достаточно хорошо согласуются с экспериментальными данными. Рассмотрение теоретических сейсмограмм на некотором расстоянии за начальной точкой позволяет объяснить отсутствие отраженных волн на экспериментальных сейсмограммах при тех же удалениях от пункта взрыва. Теоретические данные о наличии отраженной волны за начальной точкой, вблизи нее, не подтверждаются экспериментальными данными.

2) Данные теоретических расчетов для акустического случая, когда учитывались только продольные стационарные колебания, совпадают с экспериментальными данными и теоретическими расчетами для случая твердых сред только на интервале 0—500 м, когда влияние обменных

воли невелико. В интервале 500—1200 м эти теоретические данные расходятся с экспериментом и теоретическим расчетом для твердой среды. Подобное явление может быть объяснено или исключением из рассмотрения обменных волн типа $P_1P_2S_2P_1$, интенсивность которых на этом интервале увеличивается настолько, что оказывает влияние на интенсивность суммарной отраженной волны, или разницей в коэффициентах отражения для волны P_1P_1 . Разница в характере убывания с расстоянием амплитуд волн, рассчитанных двумя теоретическими способами за область начальной точки, также может быть объяснена большим влиянием обменных волн типа $P_1S_2P_1$ на амплитуды отраженной от тонкого слоя волны в данном диапазоне расстояний, а также тем, что коэффициенты отражения для волны P_1P_1 различны для твердых и жидких сред.

Следует отметить, что указанные различия в результатах теоретических расчетов, полученных для акустического случая и твердой среды, и экспериментальных данных до начальной точки невелики. В связи с этим для быстрых качественных оценок изменения амплитуды волны с расстоянием до начальной точки, при близких к рассмотренному примеру параметрах среды, можно пользоваться формулами для акустического случая. За начальной точкой различия в характере изменения амплитуд волн, рассчитанных для акустического случая и твердой среды, велики. Поэтому за начальной точкой для расчета амплитуд следует использовать предложенный метод суммирования волн, рассчитанных для случая твердых сред.

§ 5. СОПОСТАВЛЕНИЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ СЕЙСМОГРАММ ПРОДОЛЬНОЙ ВОЛНЫ, ОТРАЖЕННОЙ ОТ ТОНКОГО СЛОЯ И ОТ ПОЛУПРОСТРАНСТВА

Представляло интерес выяснить характер различий динамических особенностей волн, отраженных от тонкого слоя и от полупространства, при одинаковых параметрах сред. В связи с этим кроме теоретических сейсмограмм, особенности которых были рассмотрены в предыдущих параграфах, были рассчитаны сейсмограммы отраженных продольных волн для случая, когда тонкий слой заменен границей полупространства. Сравнение теоретических сейсмограмм волн, отраженных от тонкого слоя t_r (фиг. 7) и от границы полупространства t_n (фиг. 12), позволяет сделать вывод о влиянии тонкого слоя на особенности продольных волн, отраженных от его кровли. Сопоставление теоретических сейсмограмм показало, что до начальной точки продольной преломленной волны $P_1P_2P_1$ особенности записи обеих волн в основном сходны, а за начальной точкой различны.

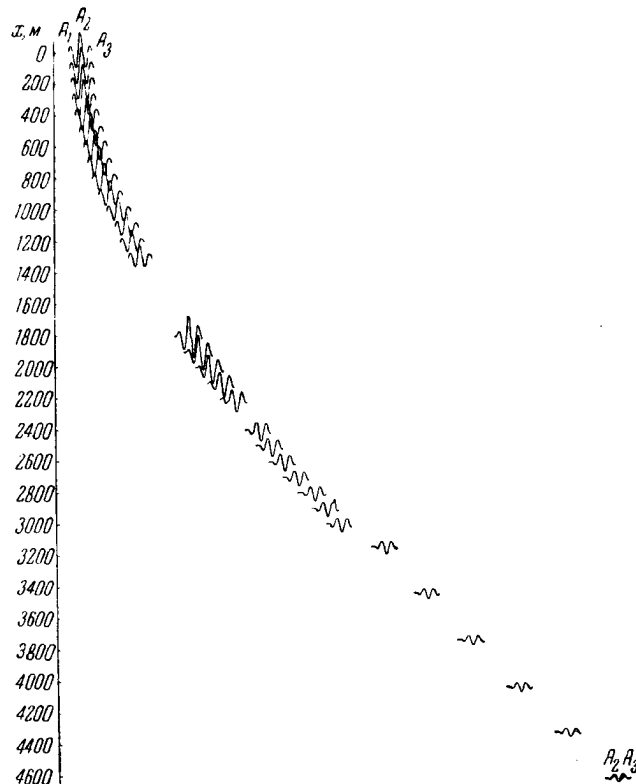
До начальной точки форма записи обеих волн остается неизменной (фиг. 7, 12, 8). Амплитуды всех фаз волн t_r и t_n плавно убывают с расстоянием. На интервале 0—1200 м амплитуды обеих волн уменьшаются одинаково (в 1,6 раза). Различия особенностей записи волн t_r и t_n до начальной точки заключаются в несколько большей длительности колеба-

ний волны t_T и в несколько больших абсолютных значениях амплитуд этой волны (A_{t_T}/A_{t_H} примерно равно 1,2—1,3).

За начальной точкой в интервале расстояний 1800—2500 м форма записи, длительность колебаний, характер изменения амплитуд с расстоянием одинаковы для обеих волн. При $x > 2500$ м особенности волн t_T и t_H значительно отличаются друг от друга. Форма записи обеих волн меняется с расстоянием. Для обеих волн характерно исчезновение начальной фазы колебаний, изменение направления вступления волн, изменение отношения амплитуд различных фаз. Однако изменение формы записи волны t_H при удалении от источника возбуждения колебаний менее значительное и менее резкое, чем для волны t_T . Форма колебания волны t_H достаточна проста и практически не осложнена дополнительными экстремумами (фиг. 12). Соотношение амплитуд различных фаз плавно меняется с расстоянием (фиг. 8). Наибольшие различия в форме колебания волн t_T и t_H относятся к третьей фазе (фиг. 13).

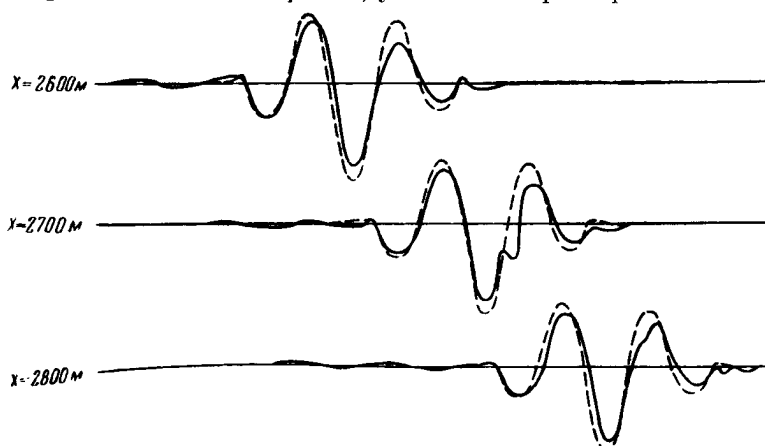
Графики амплитуд $A = A(x)$, построенные для волны t_H , характе-

ризуются более простой формой (фиг. 10). Наибольшие различия в поведении графиков $A = A(x)$ для волн t_T и t_H отмечаются для амплитуд третьей фазы (фиг. 10). Амплитуды волны t_H медленнее убывают с расстоянием, чем амплитуды волны t_T . Так на интервале 1800—4500 м амплитуды волны t_T убывают в 6,0 раз, а волны t_H в 4 раза. Благодаря медленному и незначительному изменению формы волны и меньшему убыванию амплитуд в функции расстояния, корреляция волны t_H за начальной точкой более устойчива, чем корреляция волны t_T . Если волну t_T за начальной точкой при $x > 2400$ м практически трудно выделить на записях, то волна t_H за начальной точкой может быть легко обнаружена и прослежена.



Фиг. 12. Теоретическая сейсмограмма продольной волны, отраженной от границы полупространства.

Таким образом, совместное рассмотрение теоретических сейсмограмм продольных волн, отраженных от тонкого слоя и от полупространства, показывает следующее: 1) до начальной точки динамические особенности отраженных волн t_T и t_H в основном сходны, т. е. до начальной точки тонкий слой практически не влияет на особенности волн, отраженных от его кровли; 2) за начальной точкой особенности записи волн t_T и t_H различны. Причем в основном различия относятся к области третьей фазы колебания, в пределах которой волна, отраженная от кровли тонкого слоя, осложнена интерференцией с обменной волной $P_1S_{22}P_1$ (фиг. 13). Таким образом, за начальной точкой тонкий слой влияет на особенности волны, отраженной от его кровли, усложняя характер записи этой волны.



Фиг. 13. Сопоставление формы записи волн t_T и t_H . Штриховая линия — сейсмограмма волны t_H ; сплошная линия — сейсмограмма волны t_T .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Предложена методика расчета теоретических сейсмограмм волн, возникающих в тонкослоистых средах, основанная на суммировании ограниченного числа волн, амплитуды которых рассчитываются по формулам, полученным для твердых упругих слоев значительной мощности.

2. Совместный анализ кинематических и динамических условий суммирования показал, что при сложении нужно учитывать небольшое число волн.

3. Методика последовательного суммирования волн позволяет в деталях изучить физику формирования волн в тонкослоистых средах, оценить роль обменных волн, определить какие типы волн на каких интервалах определяют динамические особенности сложных суммарных волн в тонкослоистых средах.

4. Предлагаемая методика позволяет рассчитать теоретические сейсмограммы любых волн, возникающих в тонкослоистых средах, отраженных и преломленных от тонкого слоя, прошедших через тонкий слой и отразившихся от более глубоких границ раздела, и т. д.

5. Предлагаемая методика не дает возможность в общем виде находить зависимости амплитуды суммарной волны от параметров среды. Эти данные могут быть получены только после построения сейсмограмм суммарной волны.

6. Используя методику последовательного суммирования волн были проведены теоретические расчеты для одного частного случая строения среды при соотношениях скоростей распространения продольных волн на границах тонкого слоя и окружающей среды довольно распространенных в реальных средах ($V_1/V_2 = 0,5$; $V_2/V_3 = 1,4$). Результаты расчетов были сопоставлены с теоретическими расчетами для случая жидкой среды и данными эксперимента.

7. Результаты теоретических расчетов хорошо согласуются с экспериментальными данными до начальной точки головной волны $P_1P_2P_1$. Результаты теоретических расчетов, полученные за начальной точкой, вблизи нее, расходятся с данными эксперимента. Теоретические расчеты позволяют объяснить отсутствие отраженных волн на экспериментальных сейсмограммах далеко за начальной точкой.

8. Сопоставление с теоретическими расчетами для акустического случая показало, что при расчетах для случая твердых сред наблюдается более резкое изменение амплитуды волны с расстоянием. До начальной точки указанные различия в характере изменения амплитуд невелики, а за начальной точкой значительны. Поэтому формулами для акустического случая для близких к рассмотренному случаю сред можно пользоваться только для получения качественных представлений об изменениях амплитуд до начальной точки.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Д. В. Рэлей. Теория звука. Т. 2, ОНУЗ, 1944.
2. K. Sezawa, K. Kanai. Reflection and refraction of seismic waves in a stratified body. Bull. Earthquake Res. Inst. Tokyo Univ., N 3; 1934, N 2, 1936.
3. M. Muskat. The reflection of longitudinal waves pulses from plane parallel plates. Geophysics, N 3, 1938.
4. И. И. Гурвич. Об отражениях от тонких пластов в сейсморазведке. Прикл. геофиз., вып. 9, Гостоптехиздат, 1952.
5. И. И. Гурвич. Анализ отражений от тонких пластов. Прикл. геофиз., вып. 15, Гостоптехиздат, 1956.
6. И. С. Берзон. О некоторых спектральных особенностях волн, отраженных от тонких слоев. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1959, № 5.
7. Б. С. Чекин. Об изменении «формы» волны при отражении и преломлении. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 4.
8. Г. И. Петрашень и В. А. Епальский. О некоторых интерференционных явлениях в средах, содержащих тонкие плоско-параллельные слои. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 9, 10, 11.
9. А. В. Манухов. Об аппроксимации тонких слоев моделями. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 12.
10. Г. И. Петрашень. Общая количественная теория отраженных и головных волн, возбуждающихся в слоистых средах с плоско-параллельными границами.

- раздела. В сб.: «Вопросы динамической теории распространения сейсмических волн». I, II, Гостоптехиздат, 1957.
11. К. П. Яковлев. Математическая обработка результатов измерений. ГИТТЛ, 1950.
 12. Л. И. Малиновская. Методика построения теоретических сейсмограмм. В сб.: «Вопросы динамической теории распространения сейсмических волн». I, II, Гостоптехиздат, 1957.
 13. Л. И. Малиновская. К методике расчета динамических особенностей сейсмических волн. Изв. АН СССР сер. геофиз. 1957, № 4.
 14. Н. С. Берзон. Некоторые вопросы интерпретации годографов обменных волн. Наст. сборник.
 15. Н. С. Берзон. Об изменении с расстоянием амплитуд волн, отраженных от тонкого слоя. Наст. сборник.
 16. М. И. Рац-Хизгия. Об осреднении наблюдаемых данных при построении графиков изменения амплитуд сейсмических волн с расстоянием. Наст. сборник.
-

И. С. Берзон

ОБ ИЗМЕНЕНИИ С РАССТОЯНИЕМ АМПЛИТУД ВОЛН, ОТРАЖЕННЫХ ОТ ТОНКОГО СЛОЯ

Приведены приближенные формулы для оценки изменения с расстоянием амплитуд отраженных волн, соответствующих тонкому слою. В формулах используются выражения, полученные для коэффициентов отражения плоских стационарных синусоидальных волн от тонкого жидкого слоя, расположенного между жидкими полупространствами.

До настоящего времени пока еще не получено строгого решения задачи об отражении продольных сейсмических волн от тонких твердых слоев, залегающих в твердой среде. Приближенная методика расчета теоретических сейсмограмм для указанного строения среды при импульсном источнике предложена С. П. Стародубровской [1]. Эта методика позволяет рассчитывать теоретические сейсмограммы при различных соотношениях параметров сред и затем по сейсмограммам изучать изменение динамических характеристик сейсмических волн с расстоянием. Расчеты по этой методике не очень сложны, но все же громоздки. Поэтому представляется целесообразным для приближенной оценки изменения амплитуд с расстоянием применить более простой способ, основанный на рассмотрении отражения плоских синусоидальных волн от тонкого жидкого слоя, заключенного между двумя жидкими полупространствами (акустический случай). Такой подход не позволяет получить полного представления о поведении амплитуд сейсмических волн, отраженных от тонких слоев, по следующим основным причинам: 1) коэффициенты отражения волн от границ жидких сред отличаются от коэффициентов отражения волн от границ твердых сред [2]; 2) при углах падения волны, больших, чем предельный, форма импульсной отраженной волны изменяется, и амплитуда волны зависит не только от модулей коэффициентов отражения, но и от аргументов комплексных функций F_q и F_w [3]. Тем не менее расчеты амплитуд, основанные на использовании формул для коэффициентов отражения в акустическом случае, позволяют сделать некоторые оценки изменения амплитуд волн с расстоянием. Эти оценки представляют интерес главным образом для углов падения волны меньших, чем предельный. В настоящей статье рассматривается указанный при-

ближенный способ расчета изменения с расстоянием амплитуд волн, отраженных от тонких слоев. Для применения этого способа получены выражения для коэффициентов отражения волн от тонких жидких слоев, расположенных между жидкими полупространствами с различными скоростями и плотностями.

Расчетная формула. Для приближенной оценки изменения амплитуды волны, отраженной от тонкого слоя, с изменением расстояния x от источника, воспользуемся формулами для коэффициента отражения плоской стационарной синусоидальной волны от тонкого слоя в акустическом случае и введем в них коэффициенты, учитывающие переход от полного вектора смещения к его вертикальной составляющей, расхождение сферических волн и поглощение волн в среде, покрывающей тонкий слой. При таком представлении зависимость амплитуды вертикальной составляющей смещения от угла падения можно записать в виде

$$A = C \frac{\varphi(\theta_1) \cos \theta_1 e^{-\alpha \delta}}{f(\delta)}, \quad (1)$$

где $\varphi(\theta_1)$ — коэффициент отражения плоской синусоидальной волны от тонкого слоя, зависящий от угла θ_1 падения волны на границу слоя, $\cos \theta_1$ — множитель, вводимый для перехода от полного вектора смещения к его вертикальной составляющей, δ — полная длина пути сферической волны, состоящая из двух частей: от источника до отражающей границы и от границы до приемника, $f(\delta)$ — функция расхождения, равная в случае однородной среды величине $\delta = \frac{2H}{\cos \theta_1}$, α — амплитудный коэффициент поглощения в покрывающей среде, $e^{-\alpha \delta}$ — член, учитывающий поглощение в указанной среде, C — постоянная. Подставляя значения δ и $f(\delta)$ в формулу (1) представим ее в виде

$$A = C \frac{\varphi(\theta_1)}{2H} \cos^2 \theta_1 e^{-\frac{2\alpha H}{\cos \theta_1}} \quad (2)$$

или

$$A = C_1 \varphi(\theta_1) \cos^2 \theta_1 e^{-\frac{2\alpha H}{\cos \theta_1}}, \quad (2a)$$

где C_1 — постоянная.

Для вычисления зависимости амплитуды A от угла падения или от расстояния x необходимо знать зависимость коэффициента отражения $\varphi(\theta_1)$ от угла падения θ_1 .

Зависимость $\varphi = \varphi(\theta_1)$ в случае, когда среды, расположенные по обе стороны от тонкого слоя, характеризуются одинаковыми скоростями и плотностями. Обозначим скорость и плотность в средах, окружающих тонкий слой, через V_1 и ρ_1 , а аналогичные параметры в тонком слое — V_2 и ρ_2 , отношение скоростей $V_1/V_2 = n$, отношение плотностей $\rho_1/\rho_2 = k$, мощность слоя — l , длину волны в первом слое — λ_1 . В статье [4] на основании анализа формул, полученных Рэлсем [5], показано, что зави-

симость модуля коэффициента отражения $|\varphi|$ от угла падения θ_1 волны на границу слоя можно представить в следующем виде:

а. При углах θ_1 , меньших, чем предельный ($\sin \theta_1 < n$)

$$|\varphi| = \frac{|k^2(n^2 - \sin^2 \theta_1) - \cos^2 \theta_1|}{\sqrt{4k^2 \cos^2 \theta_1 (n^2 - \sin^2 \theta_1) \operatorname{ctg}^2 \left(\frac{2\pi l}{\lambda_1} \sqrt{n^2 - \sin^2 \theta_1} \right) + [\cos^2 \theta_1 + k^2(n^2 - \sin^2 \theta_1)]^2}}. \quad (3)$$

б. При угле θ_1 , равном предельному ($\sin \theta_1 = n$)

$$|\varphi| = \frac{\frac{\pi l}{\lambda_1} \sqrt{1 - n^2}}{\sqrt{k^2 + (1 - n^2) \left(\frac{\pi l}{\lambda_1} \right)^2}}. \quad (4)$$

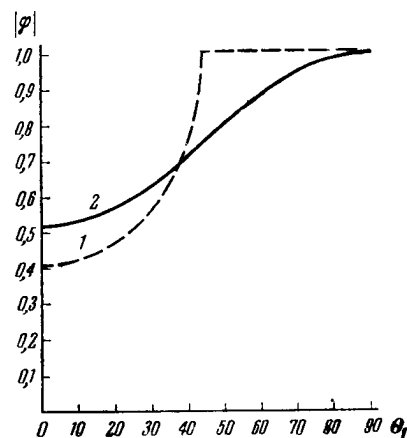
в. При угле θ_1 , большем, чем предельный ($\sin \theta_1 > n$)

$$|\varphi| = \frac{k^2(\sin^2 \theta_1 - n^2) + \cos^2 \theta_1}{\sqrt{4k^2 \cos^2 \theta_1 (\sin^2 \theta_1 - n^2) \operatorname{ctg}^2 \left(\frac{2\pi l}{\lambda_1} \sqrt{\sin^2 \theta_1 - n^2} \right) + [\cos^2 \theta_1 - k^2(\sin^2 \theta_1 - n^2)]^2}}. \quad (5)$$

Полагая в формулах (3) — (5) величины k , n , l/λ_1 — постоянными и заданными, можно определить зависимость коэффициента отражения φ от угла падения θ_1 . На фиг. 1 в качестве примера показана кривая зависимости $\varphi = \varphi(\theta_1)$, вычисленная для значений $k = 1$, $n = 0,5$ и $l/\lambda_1 = 0,3$. Из рассмотрения кривой видно, что при увеличении угла падения θ_1 от нуля до 90° , коэффициент отражения монотонно возрастает от 0,52 до 1,0.

Зависимость $\varphi = \varphi(\theta_1)$ с случае, когда среды, расположенные по обе стороны от тонкого слоя, характеризуются различными скоростями и плотностями. При этих условиях решение задачи об отражении плоской стационарной волны от тонкого слоя с учетом многократных отражений внутри слоя можно получить тем же путем, что и в [5] для случая, когда среды, покрывающие и подстилающие тонкий слой, характеризуются одинаковыми параметрами. Не приводя выкладок, запишем полученное выражение для коэффициента отражения в комплексной форме:

$$\varphi = \frac{\left(\frac{a_1}{a_2} - \frac{\rho_1}{\rho_2} \right) \operatorname{ctg} a_2 l + i \left(\frac{\rho_2 a_1}{\rho_3 a_2} - \frac{\rho_1 a_2}{\rho_2 a_3} \right)}{\left(\frac{a_1}{a_2} + \frac{\rho_1}{\rho_2} \right) \operatorname{ctg} a_2 l + i \left(\frac{\rho_2 a_1}{\rho_3 a_2} + \frac{\rho_1 a_2}{\rho_2 a_3} \right)}, \quad (6)$$



Фиг. 1. Графики изменения коэффициента отражения плоских стационарных синусоидальных волн от тонкого слоя в зависимости от угла падения волны θ_1 , для случаев, когда скорости в средах, расположенных по обе стороны от слоя, различны (кривая 1, $n = 0,5$, $q = 0,7$) и когда они одинаковы (кривая 2, $n = q = 0,5$.)

где $a_i = \frac{2\pi}{\lambda_i} \cos \theta_i$, величины θ_i в средах 1, 2, 3 связаны зависимостью

$$\frac{\sin \theta_1}{\sin \theta_2} = \frac{V_1}{V_2}, \quad \frac{\sin \theta_2}{\sin \theta_3} = \frac{V_2}{V_3}, \quad \frac{\sin \theta_1}{\sin \theta_3} = \frac{V_1}{V_3}.$$

Введем обозначения

$$\frac{\rho_1}{\rho_2} = k, \quad \frac{\rho_3}{\rho_2} = m, \quad \frac{V_1}{V_2} = n, \quad \frac{V_3}{V_2} = q. \quad (7)$$

Пусть для определенности $V_3 > V_1$ и, следовательно, $q > n$. При углах, меньших чем предельный угол для сред 1 и 2, т. е. при $\sin \theta_1 < n$, величины a_2 и a_3 — действительные. При углах, больших, чем предельный угол для сред 1 и 2, но меньших, чем предельный угол для сред 1 и 3, т. е. при $n < \sin \theta_1 < \frac{n}{q}$, величина a_2 — мнимая, а a_3 — действительная. Наконец, при углах θ_1 , больших, чем предельный угол для сред 1 и 3 ($\sin \theta_1 > \frac{n}{q}$) величины a_2 и a_3 — мнимые. Производя преобразования и подставляя обозначения (7), можно представить формулы для модуля коэффициента отражения в следующем виде:

а. При $\sin \theta_1 < n$

$$|\varphi| = \sqrt{\frac{(n^2 - \sin^2 \theta_1) (qm \cos \theta_1 - k \sqrt{n^2 - q^2 \sin^2 \theta_1})^2 \operatorname{ctg}^2 \left(\frac{2\pi l}{\lambda_1} \sqrt{n^2 - \sin^2 \theta_1} \right) +}{(n^2 - \sin^2 \theta_1) (qm \cos \theta_1 + k \sqrt{n^2 - q^2 \sin^2 \theta_1})^2 \operatorname{ctg}^2 \left(\frac{2\pi l}{\lambda_1} \sqrt{n^2 - \sin^2 \theta_1} \right) +} \rightarrow} \\ \rightarrow \frac{+ [\cos \theta_1 \sqrt{n^2 - q^2 \sin^2 \theta_1} - kqm (n^2 - \sin^2 \theta_1)]^2}{+ [\cos \theta_1 \sqrt{n^2 - q^2 \sin^2 \theta_1} + kqm (n^2 - \sin^2 \theta_1)]^2}. \quad (8)$$

В частном случае $\theta_1 = 0$ формула (8) принимает вид:

$$|\varphi| = \sqrt{\frac{(qm - kn)^2 \operatorname{ctg}^2 \frac{2\pi l}{\lambda_1} n + (1 - kqm n)^2}{(qm + kn)^2 \operatorname{ctg}^2 \frac{2\pi l}{\lambda_1} n + (1 + kqm n)^2}}. \quad (8')$$

б. При $\sin \theta_1 = n$

$$|\varphi| = \sqrt{\frac{\left(\frac{2\pi l}{\lambda_1} \right)^2 n^2 (1-n)^2 (1-q^2) + [qm \sqrt{1-n^2} - kn \sqrt{1-q^2}]^2}{\left(\frac{2\pi l}{\lambda_1} \right)^2 n^2 (1+n^2) (1-q^2) + [qm \sqrt{1-n^2} + kn \sqrt{1-q^2}]^2}}. \quad (9)$$

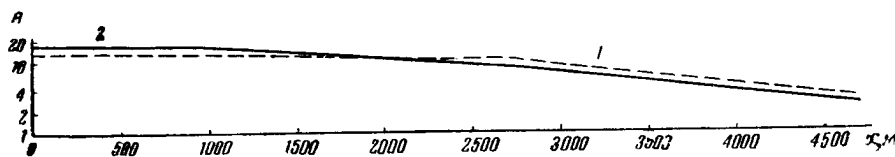
в. При $n < \sin \theta_1 < \frac{n}{q}$

$$|\varphi| = \sqrt{\frac{(\sin^2 \theta_1 - n^2) (qm \cos \theta_1 - k \sqrt{n^2 - q^2 \sin^2 \theta_1})^2 \operatorname{ctg}^2 \left(\frac{2\pi l}{\lambda_1} \sqrt{\sin^2 \theta_1 - n^2} \right) +}{(\sin^2 \theta_1 - n^2) (qm \cos \theta_1 + k \sqrt{n^2 - q^2 \sin^2 \theta_1})^2 \operatorname{ctg}^2 \left(\frac{2\pi l}{\lambda_1} \sqrt{\sin^2 \theta_1 - n^2} \right) +} \rightarrow} \\ \rightarrow \frac{+ [\cos \theta_1 \sqrt{n^2 - q^2 \sin^2 \theta_1} - kqm (\sin^2 \theta_1 - n^2)]^2}{+ [\cos \theta_1 \sqrt{n^2 - q^2 \sin^2 \theta_1} + kqm (\sin^2 \theta_1 - n^2)]^2}. \quad (10)$$

г. При $\sin \theta_1 \geq \frac{n}{q}$

$$|\varphi| = 1. \quad (11)$$

При $V_1 = V_3$, $\rho_1 = \rho_3$, величина $n = q$ и $k = m$; формулы (8) — (10) в этом случае приводятся к формулам (3) — (5). При заданном θ_1 и переменном l/λ_1 формулы (8) — (10) представляют собой выражения для спектров коэффициента отражения волн от тонкого слоя и их можно анализировать подобно тому, как это сделано в статье [4] для более простого случая $V_1 = V_3$ и $\rho_1 = \rho_3$. При заданном l/λ_1 и переменном θ_1 данные формулы позволяют оценить изменение модуля коэффициента отражения с изменением угла падения θ_1 . На фиг. 1 показана кривая зависимости $\varphi = \varphi(\theta_1)$, вычисленная для случая $n = 0,5$, $q = 0,7$, $k = m = 1$. Из



Фиг. 2. Графики изменения с расстоянием амплитуды волны, отраженной от тонкого слоя для случаев, когда скорости в средах, расположенных по обе стороны от слоя, различны (кривая 1, $n = 0,5$, $q = 0,7$) и когда они одинаковы (кривая 2, $n = q = 0,5$).

графика видно, что коэффициент отражения $|\varphi|$ в этом случае монотонно возрастает при изменении θ_1 от нуля до значения $\arcsin \frac{n}{q}$; при значениях $\theta_1 \geq \arcsin \frac{n}{q}$, величина $|\varphi| = 1$. Сравнение графиков, построенных для случаев, когда скорости в средах, расположенных по обе стороны от тонкого слоя, одинаковы ($n = q = 0,5$) и когда они различны ($n = 0,5$; $q = 0,7$), показывает, что во втором случае величина $|\varphi|$ резко возрастает с увеличением θ_1 и достигает предельного значения $|\varphi| = 1$ при меньшем значении угла θ_1 , чем в первом случае.

Графики изменения амплитуд отраженных волн с расстоянием x . Подставляя в формулу (2) значения $\zeta(\theta_1)$, вычисленные по формулам (3) — (5) или (9) — (11) и значения α и H , можно вычислить график зависимости амплитуды от угла падения θ_1 . Для перехода от угла θ_1 к расстоянию x можно воспользоваться формулой

$$x = 2H \operatorname{tg} \theta_1. \quad (12)$$

На фиг. 2 показаны примеры графиков изменения амплитуд с расстоянием, вычисленных для значений $\alpha = 0,0004$ 1/м, $H = 1350$ м для двух случаев: 1) $n = q = 0,5$, $k = m = 1$; 2) $n = 0,5$, $q = 0,7$, $k = m = 1$. Указанные параметры сред выбраны близкими к параметрам реальных сред, в которых проводились экспериментальные исследования. Некоторые результаты этих исследований приведены в работах [1, 6]. Как видно из фиг. 2, несмотря на то, что коэффициент отражения для обоих случаев возрастает с увеличением угла падения θ_1 , амплитуда A для случая $n = q = 0,5$ монотонно убывает с увеличением x , а для случая $n = 0,5$; $q = 0,7$ также преимущественно отмечается убывание амплитуды с

расстоянием за исключением одного интервала, где имеется небольшое возрастание. Убывание амплитуды с расстоянием при монотонно возрастающей функции $\varphi = \varphi(\theta_1)$ объясняется влиянием расхождения и поглощения волн. Из фиг. 2 видно, что в случае $n = 0,5$ и $q = 0,7$, убывание амплитуды с расстоянием менее резкое, чем в случае $n = q = 0,5$. Это связано с тем, что при $n = 0,5$ и $q = 0,7$ коэффициент отражения $|\varphi|$ сильнее возрастает с увеличением θ_1 , чем при $n = q = 0,5$, и поэтому в большей мере компенсируется влияние факторов расхождения и поглощения, обуславливающих уменьшение амплитуды волны с расстоянием.

Отметим также, что в данном примере уменьшение амплитуды отраженной волны при сравнительно небольших расстояниях от источника ($x < 1500$ м) значительно меньше, чем при больших расстояниях ($x > 3000$ м). Этот вывод справедлив и для других параметров сред, так как при небольших углах θ_1 падения волны длина пути волны в покрывающей среде мало изменяется с изменением θ_1 и, следовательно, мало изменяются функции расхождения и поглощения волн.

О применимости акустических формул для оценки изменения с расстоянием амплитуд сейсмических волн, отраженных от тонких слоев. В работе [1] приведено сравнение кривой 2, показанной на фиг. 2, с результатами теоретических расчетов изменения с расстоянием амплитуды продольной волны, отраженной от тонкого твердого слоя, залегающего в твердой среде с такими же параметрами, как были приняты при расчете фиг. 2. В той же работе дано также сопоставление с экспериментальной амплитудной кривой отраженной волны, зарегистрированной в области расстояний, меньших, чем абсцисса начальной точки преломленной волны. Сравнение показало, что в данном случае строения среды акустические формулы дают достаточно точное представление об изменении с расстоянием амплитуд отраженной волны лишь при небольших расстояниях, соответствующих углам падения θ_1 порядка 12° . При больших удалениях от источника акустические формулы дают более медленное уменьшение амплитуд с расстоянием, чем расчеты по формулам для твердых сред и данные эксперимента. Последнее связано с тем, что при выводе акустических формул не учтены обменные волны, образующиеся при падении продольной волны на тонкий слой.

В настоящее время пока еще нет возможности исследовать в общем виде зависимость амплитуд сейсмических волн от расстояния для тонкослоистых сред с различной скоростной дифференциацией. Для такого анализа необходимо провести расчеты, пользуясь методикой, изложенной в работе [1]. Можно предполагать, что для сред с достаточно резкой скоростной дифференциацией такого типа, как рассмотренная в примере фиг. 1 и 2 в работе [1], выводы, сделанные в статье [1], останутся в силе. Для сред с более слабой дифференциацией скоростей акустические формулы, вероятно, дадут лучшее приближение к зависимости для твердых сред, поскольку в средах со слабой скоростной дифференциацией обменные волны характеризуются малой интенсивностью.

В заключение отметим, что даже в тех случаях, когда учет обменных волн заведомо необходим, целесообразно до проведения более точных расчетов предварительно оценивать изменение с расстоянием амплитуд по акустическим формулам. Такие оценки во всяком случае дают качественное представление об изменении с расстоянием амплитуд волн, отраженных от тонких слоев, причем выполнение их требует лишь небольшой затраты времени.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. С. П. Стародубровская. К методике приближенных расчетов теоретических сейсмограмм волн, возникающих в тонкослоистых средах. Наст. сборник.
2. И. С. Берзон. О некоторых спектральных особенностях волн, отраженных от тонких слоев. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1959, № 5.
3. Ю. И. Васильев. Сравнение коэффициентов отражения и преломления на границе двух твердых и двух жидких сред. Изв. АН СССР, серия геофиз. 1959, № 9.
4. Л. Н. Малиновская. К методике расчета динамических особенностей сейсмических волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 4.
5. Д. В. Рэлей. Теория звука. Т. 2, ГИТТЛ, 1955.
6. И. С. Берзон. Определение спектра коэффициента отражения продольных волн от тонкого слоя. Наст. сборник.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

В. С. Исеев

О ЗАВИСИМОСТИ ПРЕОБЛАДАЮЩЕЙ ЧАСТОТЫ СПЕКТРА ИМПУЛЬСНОГО КОЛЕБАНИЯ ОТ ЧИСЛА ВИДИМЫХ ПЕРИОДОВ ИМПУЛЬСА

Приведены расчетные и экспериментальные данные относительно спектров квазисинусоидальных импульсов, имеющих разное число видимых периодов. Показано, что преобладающая частота спектра колебания с малым количеством периодов (короткого импульса) не совпадает с видимой частотой импульса.

В последнее время в сейморазведке и сейсмологии большое внимание уделяется изучению спектров сейсмических колебаний. Это изучение помогает распознаванию типов волн, дает возможность правильно выбрать параметры аппаратуры для регистрации тех или иных волн, открывает новые возможности в изучении физики распространения упругих волн.

В связи с созданием станции частотного анализа, описанной в работе [1], в Институте физики Земли АН СССР получен большой экспериментальный материал по спектрам сейсмических колебаний, причем неоднократно наблюдались случаи, когда максимум спектра оказывался смещенным относительно преобладающей частоты анализируемого колебания. Последнее обстоятельство затрудняло обсуждение экспериментального материала и, в связи с этим, автор работы занялся рассмотрением этого вопроса.

В настоящей статье приводятся расчетные и экспериментальные данные относительно несовпадения преобладающей частоты спектра квазисинусоидального импульса с его видимой частотой. Примеры спектров даются для импульсов, имеющих разное число видимых периодов.

Расчеты спектров сделаны применительно к импульсам в форме отрезков синусоиды¹ и вида

$$f(t) = \begin{cases} 0 & \text{при } t < 0 \\ A \left[2 \sin \frac{2\pi t}{T_{\text{имп}}} - \sin \frac{4\pi t}{T_{\text{имп}}} \right], & 0 \leq t \leq T_{\text{имп}} \\ 0 & t > T_{\text{имп}} \end{cases} \quad (1)$$

¹ Спектры импульсных колебаний в форме отрезков синусоиды, имеющих разное число видимых периодов, приведены также в кандидатской диссертации А. И. Слущковского (фонды ВНИИГЕОФИЗИКА). Однако там не обсуждался вопрос о несовпадении преобладающих частот импульса и его спектра.

где A — постоянная, зависящая от интенсивности колебания, $T_{\text{имп}}$ — постоянная, зависящая от формы колебания и определяющая время действия импульса; t — текущее время.

Характерной чертой импульса (1) является то, что первая производная функции, определяющей этот импульс, не имеет разрыва в начале и в конце колебания. Поэтому он ближе к импульсам, наблюдаемым в сейсморазведке, чем импульсы в форме отрезков синусоиды. Удвоенное расстояние между соседними экстремумами импульса (1) назовем кажущимся или видимым периодом импульса $(T_{\text{имп}}^*)_0$ (см. фиг. 1). Эта формулировка находится в согласии с тем, как обычно определяют периоды колебаний на сейсмограммах. Для данного импульса $(T_{\text{имп}}^*)_0 = 0,68 T_{\text{имп}}$. Величину, обратную $(T_{\text{имп}}^*)_0$, будем называть кажущейся или преобладающей частотой данного импульса $(f_{\text{имп}}^*)_0$; величину $(\omega_{\text{имп}}^*)_0 = 2\pi (f_{\text{имп}}^*)_0$ — преобладающей круговой частотой импульса.

Для импульсов в форме отрезков синусоиды определение кажущегося периода и преобладающей круговой частоты тождественно обычно применяющимся определениям периода синусоиды T_0 ($T_{\text{имп}}^* \equiv T_0$) и круговой частоты ω_0 ($(\omega_{\text{имп}}^*)_0 \equiv \omega_0$).

§ 1. РАСЧЕТНЫЕ ДАННЫЕ О СПЕКТРАХ ИМПУЛЬСОВ, ИМЕЮЩИХ РАЗНОЕ ЧИСЛО ВИДИМЫХ ПЕРИОДОВ

Как известно [2], любую непериодическую функцию, любой импульс $f(t)$ можно представить в виде интеграла Фурье

$$f(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} S(\omega) e^{j\omega t} d\omega, \quad (2)$$

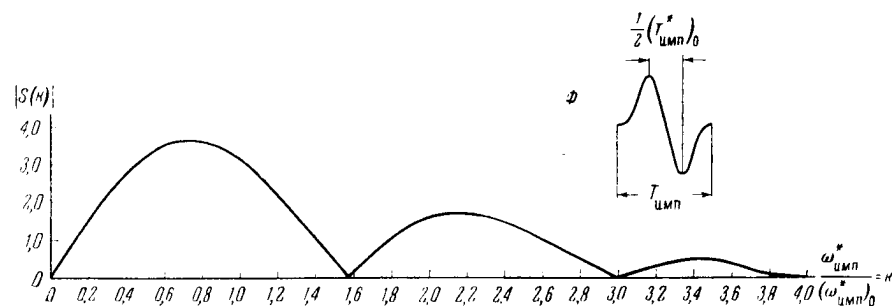
где $S(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t) e^{-j\omega t} dt$. При этом предполагается, что функция $f(t)$ удовлетворяет условиям Дирихле и абсолютно интегрируема в бесконечных пределах. Величину $S(\omega)$ обычно называют комплексным спектром непериодической функции, а абсолютное значение (модуль) этой величины $\Phi(\omega) = |S(\omega)|$ — просто спектром [3].

Спектры некоторых импульсов можно выразить простыми формулами. Например, для импульсов в форме отрезков синусоиды, состоящих из целого числа периодов, формула для определения спектра, как известно [3], имеет вид

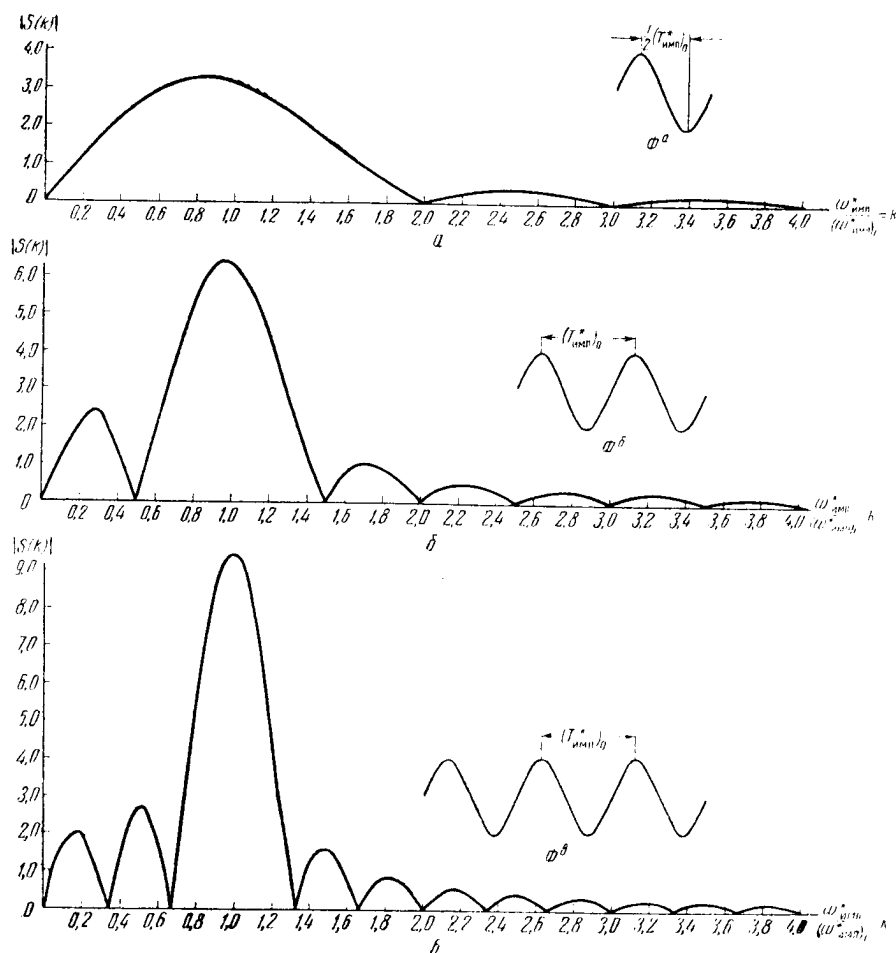
$$|S(\omega_{\text{имп}}^*)| = \frac{2 \sin n\pi k}{(\omega_{\text{имп}}^*)_0 (1 - k^2)}, \quad (3)$$

где $k = \frac{\omega_{\text{имп}}}{(\omega_{\text{имп}}^*)_0}$, $(\omega_{\text{имп}}^*)_0$ — преобладающая круговая частота импульса, $\omega_{\text{имп}}^*$ — текущая круговая частота, n — число периодов синусоидального импульса. Спектр импульса (1) определяется следующей формулой:

$$|S(\omega_{\text{имп}}^*)| = \frac{4A \sin \pi k}{(\omega_{\text{имп}}^*)_0} \left(\frac{1}{4 - k^2} + \frac{1}{1 - k^2} \right), \quad (4)$$



Фиг. 1. Спектр импульсного колебания вида (1).
Φ — форма импульса.



Фиг. 2. Спектры синусоидальных импульсов, длительность которых равна:
а) одному периоду, б) двум периодам, в) трем периодам.

На фиг. 1 приведен рассчитанный по формуле (4) спектр импульса (1), а на фиг. 2 — спектры импульсных колебаний в форме отрезков синусоиды. По оси ординат на этих фигурах отложена амплитуда спектра; по оси абсцисс — отношение k круговой частоты $\omega_{\text{имп}}^*$ к преобладающей круговой частоте данного импульса $(\omega_{\text{имп}}^*)_0$.

При расчете спектров (фиг. 1 и 2) принято что $(\omega_{\text{имп}}^*)_0 = 1$ и $A = 1$. Однако форма спектров в данном случае останется такой же и при других значениях $(\omega_{\text{имп}}^*)_0$, так как аргументом приведенных зависимостей $|S(k)|$ является отношение частот $\frac{\omega_{\text{имп}}^*}{(\omega_{\text{имп}}^*)_0} = k$. При других значениях $(\omega_{\text{имп}}^*)_0$ и A изменится только вертикальный масштаб графиков.

Из рассмотрения приведенных спектров, в частности, спектров импульсов в форме отрезков синусоиды, следует, что частота максимума спектра не совпадает с преобладающей частотой импульса. Она приближается к ней по мере увеличения числа периодов импульсного синусоидального колебания и уже при трехпериодном импульсе максимальная частота спектра практически совпадает с преобладающей частотой импульса (см. таблицу).

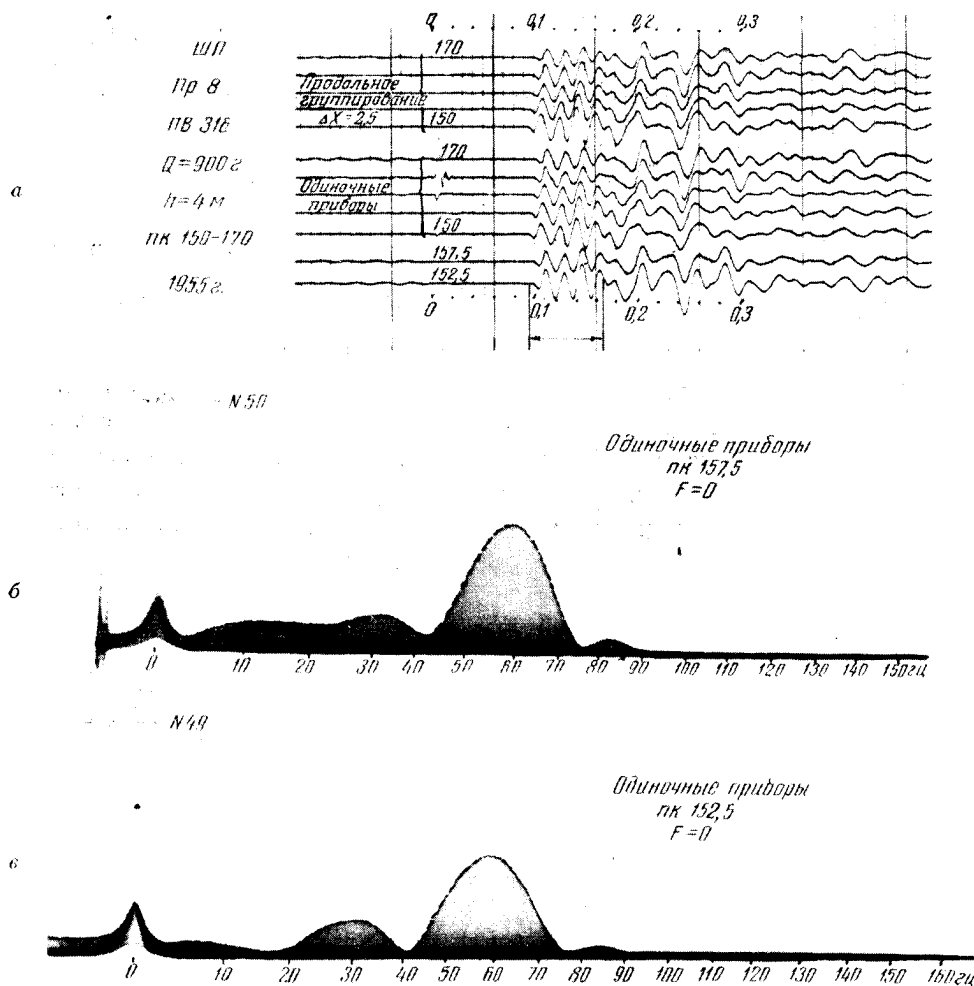
Т а б л и ц а

Вид импульса	Преоблада- ющая частота импульса, гц	Преоблада- ющая частота спектра импульса, гц	Отличие преобла- дающей частоты спектра от пре- обладающей час- тоты импульса, %
Один период синусоиды . . .	100	85	15
Два » » . . .	100	96	4
Три » » . . .	100	99,9	0,1
(1)	100	75	25

§ 2. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О СПЕКТРАХ ИМПУЛЬСОВ РАЗНОЙ ДЛИТЕЛЬНОСТИ

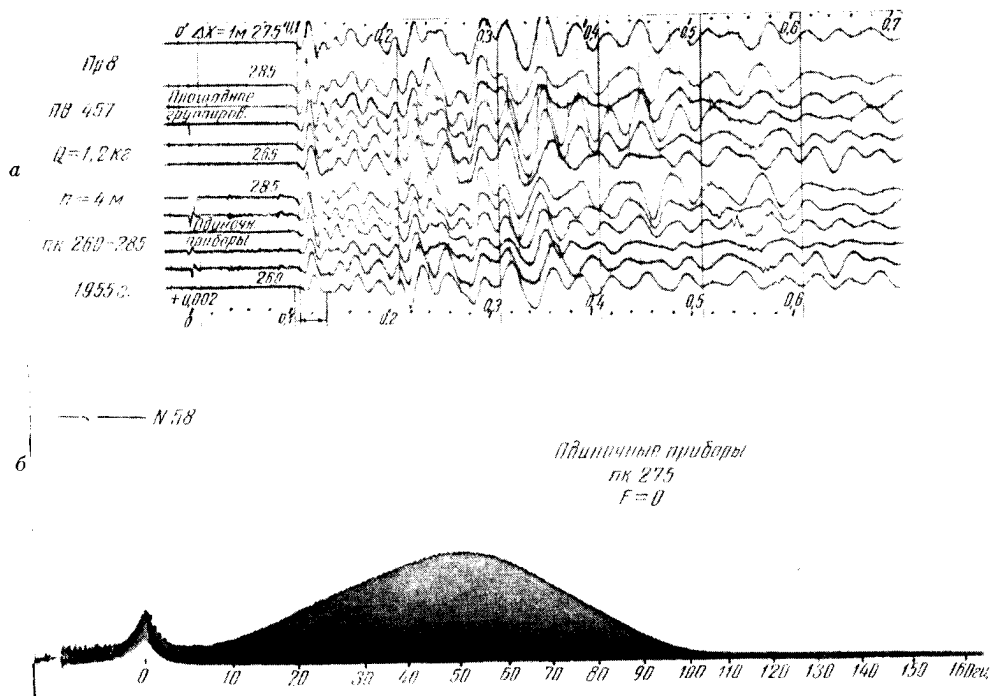
На фиг. 3, а представлена сейсмограмма, на которой в первых вступлениях зарегистрировано сравнительно длительное (имеющее более трех периодов) квазисинусоидальное колебание. На фиг. 3, б и в приведены спектры этого колебания, относящиеся к записям приборов, расположенных на пикетах 157,5 и 152,5 (две нижние трассы). В верхних левых углах анализогрaмм помещаются фотографии проанализированных колебаний. Сравнивая видимую частоту колебаний на сейсмограмме с преобладающей частотой спектра на анализогрaмме можно отметить, что они практически совпадают. Ниже приведены результаты сравнения.

Пикет	152,5	157,5
Видимая частота колебаний, гц	58,5	58,5
Преобладающая частота спектра колебаний, гц	58,5	59



Фиг. 3. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции частотного анализа (а) и анализогаммы волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одиночными сейсмографами (б, в). Стрелкой отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

Другой пример спектра, полученного с помощью станции частотного анализа, рассмотрим для сравнительно короткого, имеющего примерно один период, импульса, зарегистрированного на сейсмограмме (фиг. 4, а) в первых вступлениях. На фиг. 4, б приведен спектр этого импульса. В данном случае преобладающая частота спектра на анализогамме существенно меньше видимой частоты колебания. При видимой частоте импульса, наблюдаемого на пикете 275, 62 гц, преобладающая частота спектра составляет 51,5 гц, т. е. отличие примерно в 15%. Это подтверждает теоретические расчеты, результаты которых описаны выше (см. § 1).



Фиг. 4. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции частотного анализа (а) и анализогамма волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одноканальным сейсмографом (б). Стрелкой отмечен интервал записи, для которой определяется спектр.

Таким образом, данные, полученные как расчетным путем, так и экспериментально, показывают, что преобладающая частота спектра квазисинусоидальных импульсов, имеющих сравнительно малое число периодов, не совпадает с видимой частотой анализируемых колебаний. Она меньше видимой частоты, причем различие тем больше, чем меньше число видимых периодов импульса. Это важное обстоятельство следует учитывать при изучении спектров импульсных колебаний.

ЛИТЕРАТУРА

1. Л. Л. Худзинский, А. Я. Меламуд. Станция частотного анализа сейсмических колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 9.
2. В. Н. Смирнов. Курс высшей математики. Т. 2, Л.—М., ГИТТЛ, 1950.
3. А. А. Харкевич. Спектры и анализ. М., ГИТТЛ, 1953.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

Л. Л. Худзинский

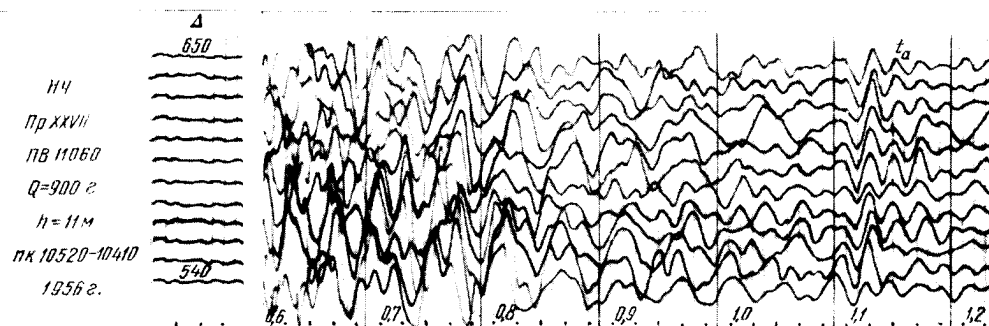
**О ЧАСТОТНОМ АНАЛИЗЕ В ЗОНЕ ИНТЕРФЕРЕНЦИИ
СЕЙСМИЧЕСКИХ ВОЛН**

Рассматривается возможность проведения частотного анализа сейсмических колебаний в зоне интерференции. Приводится описание способа определения спектров интерферирующих волн по наблюдаемым спектрам интерференционного колебания. Дается оценка точности предложенного способа. Приводятся результаты обработки спектров интерференционных волн, полученных путем моделирования в лабораторных условиях, а также примеры обработки полевых материалов.

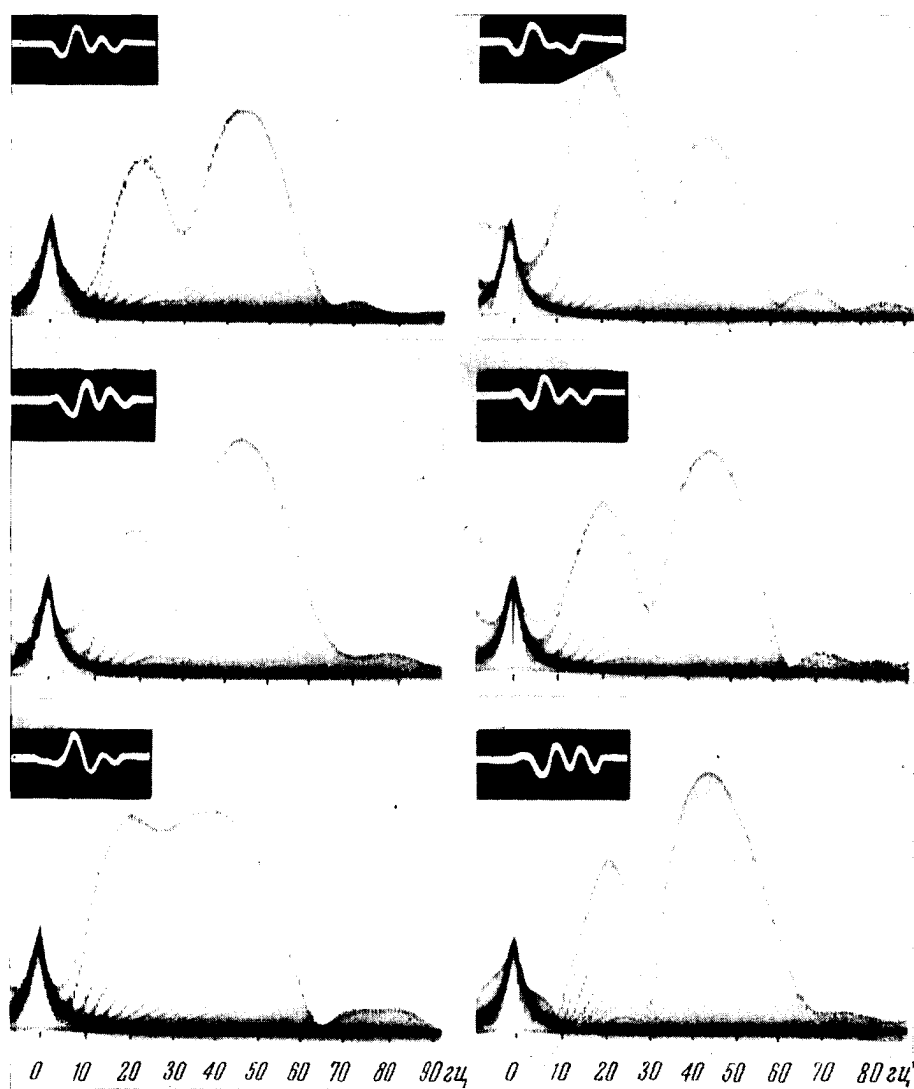
За последние годы в сейсмических методах разведки все большее внимание уделяется изучению динамических особенностей сейсмических колебаний. Большой интерес представляет, в частности, изучение частотных спектров волн. В связи с этим как в нашей стране, так и за рубежом было разработано несколько конструкций импульсных и гармонических анализаторов [1—5]; ряд работ был посвящен изучению частотных спектров сейсмических волн [6—10]. Частотному анализу подвергались, в основном, простые волны, не осложненные интерференцией с другими регулярными или нерегулярными волнами. Это связано с тем, что спектры интерференционных волн крайне неустойчивы в том смысле, что небольшое смещение точки наблюдения влечет резкое изменение частотного спектра волны. Так как в большом числе случаев регистрируемые волны носят в той или иной мере интерференционный характер, частотный анализ «чистых» волн может дать относительно небольшой материал, пригодный для решения ограниченного числа задач. В связи с этим большой интерес представляет разработка методики частотного анализа в зоне интерференции, позволяющей определять спектры интерферирующих волн по наблюдаемым спектрам интерференционной волны. Этому вопросу посвящается настоящая работа.

**§ 1. СПОСОБ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СПЕКТРОВ ИНТЕРФЕРИРУЮЩИХ ВОЛН
ПО СПЕКТРАМ ИНТЕРФЕРЕНЦИОННОЙ ВОЛНЫ**

При распространении упругих колебаний в реальных средах при наличии границ раздела регистрируется большое число волн различных



Фиг. 1. Запись отраженной волны t_a , осложненной нерегулярными волнами-помехами.



Фиг. 2. Спектры волны t_a , полученные по сейсмограмме, представленной на фиг. 1.

типов. Эти волны могут иметь разные кажущиеся скорости и на определенных участках наблюдения интерферировать друг с другом. Кроме того, на сейсмических записях, как правило, наблюдаются нерегулярные волны-помехи, характеризующиеся короткими осями синфазности и имеющие различную интенсивность. Если уровень волн-помех мал, то регулярные волны хорошо выделяются и корреляционно уверенно прослеживаются. Однако форма записи в этом случае может меняться от точки к точке, так как регулярная волна все же интерферирует с помехами. В качестве примера на фиг. 1 представлена сейсмограмма, где доминирующая отраженная волна t_a осложнена нерегулярными помехами. На фиг. 2 представлены спектры этой волны, полученные по сейсмограмме фиг. 1 и соответствующие различным пикетам. Из сопоставления анализограмм видно, что спектры, полученные в близко расположенных точках наблюдения несколько отличаются друг от друга. Данных, полученных в одной точке наблюдения, оказывается недостаточно для изучения частотных спектров сейсмических волн. В то же время из качественного рассмотрения частотных спектров, полученных в различных точках наблюдения (фиг. 2), невозможно установить какие-либо закономерности в изменении спектров от точки к точке.

Поставим задачу о нахождении путем количественной обработки наблюденных анализограмм, полученных в зоне интерференции, спектров интерферирующих волн. Рассмотрим два случая: а) интерференция двух регулярных волн и б) интерференция регулярной волны с нерегулярными волнами-помехами.

Интерференция двух регулярных волн

Допустим, что регистрируется интерференционное колебание, образовавшееся в результате наложения двух простых волн $f_1\left(t - \frac{x}{V_1^*}\right)$ и $f_2\left(t - \frac{x}{V_2^*}\right)$, где x — координата точки наблюдения, V_1^* и V_2^* — кажущиеся скорости волн. Задача состоит в том, чтобы по спектрам интерференционного колебания, полученным в ряде точек в зоне интерференции, получить спектры простых волн.

Для решения этой задачи необходимо сделать некоторые предположения.

1) Интерференционное колебание является наложением лишь двух волн, т. е. наложение каких-либо дополнительных колебаний отсутствует.

2) Затухание волн с расстоянием настолько мало, что на протяжении зоны интерференции можно считать спектры исходных волн неизменными.

3) Колебания как в зоне интерференции, так и вблизи нее линейны, т. е. отсутствуют пластические деформации.

Эти ограничения дают возможность воспользоваться свойством линейности преобразования Фурье, которое можно выразить следующим образом:

$$\bar{S}_1(\omega, x_i) + \bar{S}_2(\omega, x_i) = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-j\omega t} \left[f_1\left(t - \frac{x_i}{V_1^*}\right) + f_2\left(t - \frac{x_i}{V_2^*}\right) \right] dt. \quad (1)$$

В левой части выражения (1) складываются комплексные значения спектров в точке x_i

$$\bar{S}_1(\omega, x_i) = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-j\omega t} f_1\left(t - \frac{x_i}{V_1^*}\right) dt, \quad (2)$$

$$\bar{S}_2(\omega, x_i) = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-j\omega t} f_2\left(t - \frac{x_i}{V_2^*}\right) dt.$$

Рассмотрим сложение спектральных составляющих лишь для одной частоты ω_k , а затем полученный вывод обобщим на весь диапазон рассматриваемых частот. Обозначим

$$\bar{S}_1(\omega_k, x_i) + \bar{S}_2(\omega_k, x_i) = \bar{S}(\omega_k, x_i)$$

и найдем, как зависит модуль суммарной спектральной составляющей от фазовых соотношений спектральных составляющих $\bar{S}_1(\omega_k, x_i)$ и $\bar{S}_2(\omega_k, x_i)$ (фиг. 3).

$$\begin{aligned} |\bar{S}(\omega_k, x_i)| &= |\bar{S}_1(\omega_k, x_i) + \bar{S}_2(\omega_k, x_i)| = |S_1(\omega_k) e^{-j\varphi_1} + S_2(\omega_k) e^{-j\varphi_2}| = \\ &= \sqrt{S_1^2(\omega_k) + S_2^2(\omega_k) + 2S_1(\omega_k)S_2(\omega_k)\cos(\varphi_2 - \varphi_1)}, \end{aligned} \quad (3)$$

где

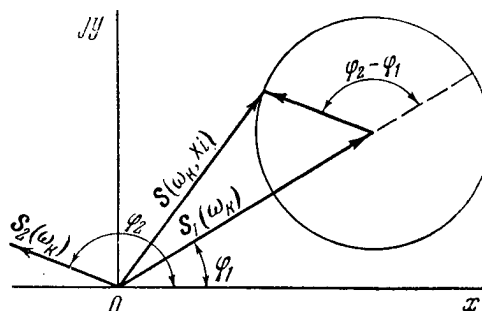
$$\varphi_2 - \varphi_1 = \left(\frac{x_i}{V_2^*} - \frac{x_i}{V_1^*} \right) \omega_k + \Delta\varphi_0. \quad (4)$$

Здесь через $\Delta\varphi_0$ обозначен не зависящий от расстояния x фазовый сдвиг между спектральными составляющими $\bar{S}_1(\omega_k, x_i)$ и $\bar{S}_2(\omega_k, x_i)$. Если $V_1^* \neq V_2^*$, то фазовый сдвиг $\varphi_2 - \varphi_1$ монотонно изменяется вдоль профиля и

$$\cos(\varphi_2 - \varphi_1) = \cos \left[x_i \frac{V_1^* - V_2^*}{V_1^* V_2^*} \omega_k + \Delta\varphi_0 \right], \quad (5)$$

а, следовательно, и $|\bar{S}(\omega_k, x_i)|$ является периодической функцией от x с периодом, равным $\frac{2\pi}{\omega} \frac{V_1^* V_2^*}{V_1^* - V_2^*}$. Функция $|\bar{S}(\omega_k, x_i)|$ принимает экстремальные значения при $\varphi_2 - \varphi_1 = n\pi$, где $n = 0, 1, 2, 3, \dots$, причем

$$\begin{aligned} |\bar{S}(\omega_k, x_i)|_{\max} &= S_1(\omega_k) + S_2(\omega_k) \text{ при } n \text{ четных,} \\ |\bar{S}(\omega_k, x_i)|_{\min} &= S_1(\omega_k) - S_2(\omega_k) \text{ при } n \text{ нечетных.} \end{aligned} \quad (6)$$



Фиг. 3. Векторное сложение спектральных составляющих.

Аппаратура, используемая для частотного анализа [4] сейсмических волн, не дает возможности получать фазовые соотношения между спектральными составляющими, однако, проводя наблюдения в ряде точек профиля x_i , мы можем получить данные о максимальном и минимальном значениях спектральных составляющих интерференционной волны. Определив максимальное и минимальное значения $|\bar{S}(\omega_k, x_1)|_{\max}$ и $|\bar{S}(\omega_k, x_2)|_{\min}$, можно определить соответствующие составляющие спектров интерферирующих волн:

$$\begin{aligned} S_a(\omega_k) &= \frac{|\bar{S}(\omega_k, x_1)|_{\max} + |\bar{S}(\omega_k, x_2)|_{\min}}{2}, \\ S_b(\omega_k) &= \frac{|\bar{S}(\omega_k, x_1)|_{\max} - |\bar{S}(\omega_k, x_2)|_{\min}}{2}, \end{aligned} \quad (7)$$

где $S_a(\omega_k)$ большая и $S_b(\omega_k)$ меньшая из составляющих $S_1(\omega_k)$, $S_2(\omega_k)$. Чтобы определить спектры интерферирующих волн, необходимо найти экстремальные значения составляющих интерференционного спектра во всем интересующем нас диапазоне частот. Для этого достаточно совместить наблюдаемые спектры и провести две граничные кривые по минимальным и по максимальным значениям спектральных составляющих¹. Определив в ряде точек полусумму и полуразность ординат этих границ, мы получим конечное число значений спектральных составляющих интерферирующих волн, через которые можно провести искомые спектральные кривые.

Интерференция регулярной волны с нерегулярными волнами-помехами

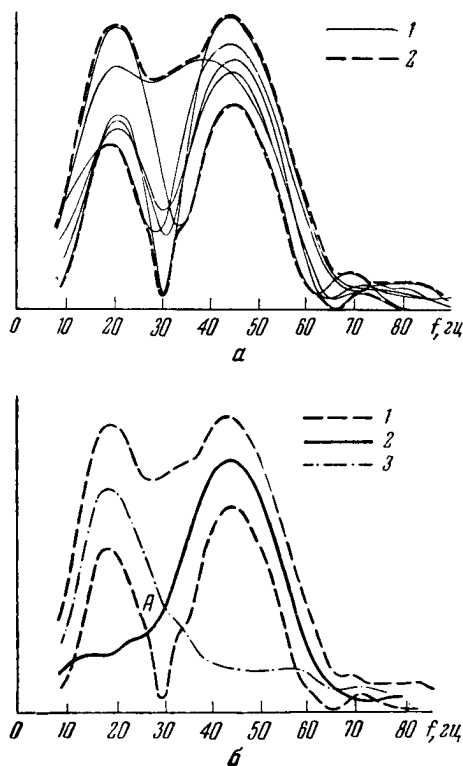
Если запись полезной волны осложнена нерегулярными помехами, то предположения 1) и 2), сделанные в начале этого параграфа, не выполняются. Действительно, вместо двух волн в этом случае интерферируют несколько волн, причем спектр волн-помех может изменяться в пределах базы наблюдения. Обычно нерегулярные помехи выглядят в виде сейсмического фона нередко с меняющейся амплитудой, на котором может выделяться полезная волна. Если отношение амплитуды помехи к амплитуде полезного сигнала не превышает определенной величины, можно принять осредненный спектр нерегулярных помех, характерный для данного интервала наблюдений и отрезка времени. При этом все выводы, полученные для случая интерференции регулярных волн, остаются в силе. Опытным путем установлено, что удовлетворительные результаты получаются в случае, если амплитуда помех не превышает 30—35% от амплитуды регулярной волны.

¹ Способ огибающих, имеющий сходство с предложенным, широко применяется для анализа сложных гармонических колебаний (см., например, [11]). И. П. Косминской [12, 13], способ огибающих применен для анализа сложных гармонических волн и зон интерференции сейсмических волн, возникающих в результате наложения квазисинусоидальных импульсных колебаний.

Практическое решение задачи способом граничных значений

Чтобы определить спектры волн в зоне интерференции, необходимо провести наблюдения на определенном интервале профиля с достаточно малым шагом между точками наблюдения. Записи интерференционных колебаний во всех точках должны быть получены от одного взрыва, так как при повторных взрывах может измениться спектр возбуждаемых колебаний, что повлечет за собой невыполнение условия 2). Путем совместной обработки полученных анализограмм необходимо получить минимальные и максимальные значения всех составляющих наблюдаемых спектров. После этого можно найти составляющие спектров интерферирующих волн, определив их как полусумму и полуразность максимальных и минимальных значений.

Практически задача о нахождении спектров интерферирующих волн по спектрам интерференционной волны решается графическим способом. Ряд интерференционных спектров, полученных в близко расположенных друг от друга точках профиля копируется на одну кальку (фиг. 4 а). Затем для полученного набора спектров проводятся две границы (по минимальным и по максимальным значениям спектральных составляющих). Ординаты этих границ определяют максимальные и минимальные значения составляющих интерференционных спектров. Полусумма и полуразность ординат границ находится графически (фиг. 4б) при помощи измерителя и миллиметровой бумаги. В точках, где спектральные составляющие обеих волн принимают равные значения, возможно пересечение или касание спектральных кривых. Вопрос о том, какой из этих случаев имеет место, решается по форме и углам наклона кривых



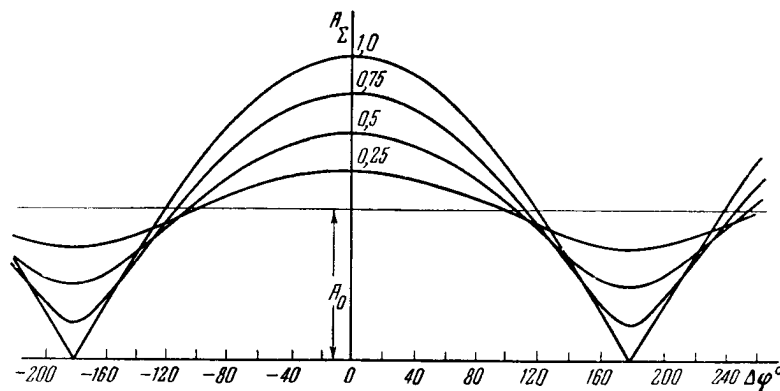
Фиг. 4.

а — графический способ определения спектров в зоне интерференции. Совмещение интерференционных спектров и проведение границ. 1 — наблюдаемые интерференционные спектры, 2 — границы, проведенные по максимальным и минимальным значениям спектральных составляющих. б — построение спектров интерферирующих волн по граничным кривым спектров интерференционной волны. 1 — границы, 2 — спектр доминирующей волны t_a , 3 — осредненный спектр нерегулярных волн-помех.

вблизи общей точки. В подавляющем большинстве случаев имеет место пересечение спектральных кривых. В качестве примера точки пересечения можно указать точку A на фиг. 4 б.

§ 2. О ТОЧНОСТИ ЧАСТОТНОГО АНАЛИЗА В ЗОНЕ ИНТЕРФЕРЕНЦИИ

При определении спектров сейсмических волн, регистрируемых в зоне интерференции, мы допускаем дополнительные погрешности, связанные с неточным определением экстремальных значений составляющих в интерференционных спектрах, т. е. с неточным проведением граничных кривых. Действительно, проводя определение спектров в небольшом числе точек, мы



Фиг. 5. График зависимости суммарной спектральной составляющей от фазовых соотношений между спектральными составляющими интерферирующих волн.

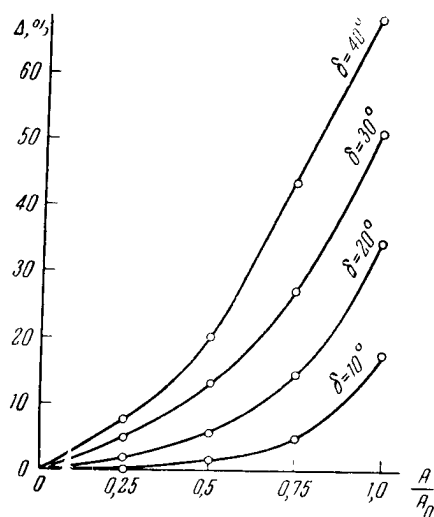
можем «пропустить» экстремальные значения модуля суммарной спектральной составляющей. При этом в определении ординаты границы будет допущена ошибка. На фиг. 5 изображена зависимость $A_{\Sigma} = f\left\{(\varphi_2 - \varphi_1), \frac{A}{A_0}\right\}$, рассчитанная по формуле

$$A_{\Sigma} = A_0 \sqrt{1 + \left(\frac{A}{A_0}\right)^2 + 2 \frac{A}{A_0} \cos(\varphi_2 - \varphi_1)}, \quad (8)$$

где $A_{\Sigma} = |\bar{S}(\omega_k, x_i)|$ — амплитуда суммарной спектральной составляющей, $A_0 = S_a(\omega_k)$ — большая спектральная составляющая, $A = S_b(\omega_k)$ — меньшая спектральная составляющая; отношение $\frac{A}{A_0} = l$ является параметром для кривых.

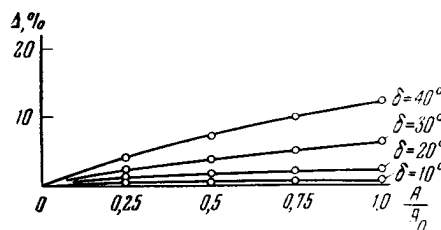
Исследование функции (8) показывает, что наиболее резко изменяется A_{Σ} в зависимости от фазового сдвига $\Delta\varphi = \varphi_2 - \varphi_1$ вблизи значений $\Delta\varphi = \arccos(-l)$. Так как значение l изменяется в пределах $0 \leq l \leq 1$, то области наиболее резкого изменения A_{Σ} заключаются в пределах $90^\circ < \Delta\varphi \leq 180^\circ$ (а также в пределах $180^\circ \leq \Delta\varphi < 270^\circ$ в силу симметрии кривых A_{Σ} относительно прямой $\Delta\varphi = 180^\circ$). Если $l = 1$, то наиболее резко изменяется A_{Σ} вблизи значения $\Delta\varphi = 180^\circ$, т. е. когда кривые A_{Σ}

проходят через свои наименьшие значения. При этом в области максимальных значений изменения A_{Σ} очень малы. При всех других значениях l скорость изменения A_{Σ} в зависимости от $\Delta\varphi$ при $\Delta\varphi = 180^\circ$ остается больше скорости изменения A_{Σ} при $\Delta\varphi = 0$, и лишь в пределе, при $l \rightarrow 0$ скорости изменения A_{Σ} вблизи значений $\Delta\varphi = 180^\circ$ и $\Delta\varphi = 0$ стремятся к одному и тому же пределу — к нулю. При этом $\lim_{l \rightarrow 0} A_{\Sigma} = A_0$.



Фиг. 6. График зависимости относительной погрешности Δ (в процентах) в определении $A_{\Sigma_{\min}}$.

Чтобы определить минимальное значение составляющей ω_k интерференционного спектра, необходимо провести наблюдения в точке x_2 , где выполняется условие $\varphi_2 - \varphi_1 = 180^\circ$. Если в точке x_2 наблюдений не проводится, то за минимальное значение амплитуды спектральной состав-



Фиг. 7. График зависимости относительной погрешности Δ (в процентах) в определении $A_{\Sigma_{\max}}$.

ляющей ошибочно будет принято отличное значение амплитуды, равное наименьшему из наблюдаемых значений спектральных составляющих. При этом относительная погрешность $\Delta = \frac{A_{\Sigma}(\varphi_2 - \varphi_1) - A_{\Sigma}(180^\circ)}{A_0}$ в определении A_{Σ} будет зависеть от отклонения $\delta = |(\varphi_2 - \varphi_1) - 180^\circ|$ фазового сдвига $\varphi_2 - \varphi_1$, при котором определено значение A_{Σ} от 180° . На фиг. 6 изображены кривые зависимости относительной погрешности Δ , выраженной в процентах, в функции отношения $A/A_0 = l$. Параметром для кривых является отклонение фазового сдвига δ , при определении $A_{\Sigma_{\min}}$. На фиг. 7 представлены такие же кривые, но для погрешности в определении $A_{\Sigma_{\max}}$. Кривые фиг. 6 и 7 получены по данным кривым, изображенных на фиг. 5. Из сопоставления фиг. 6 и 7 видно, что погрешность в определении $A_{\Sigma_{\min}}$ во много раз превышает погрешность в определении $A_{\Sigma_{\max}}$, т. е. граница максимальных значений проводится гораздо точнее, чем граница минимальных значений.

Зададимся максимально допустимой погрешностью при определении минимальной составляющей

$$\Delta_{\max} = \frac{A_{\Sigma}(\varphi_2 - \varphi_1)_{\text{изм}} - A_{\Sigma}(180^\circ)}{A_0} \quad (9)$$

и определим максимально допустимое расстояние между соседними точками наблюдения как функцию от частоты $\omega_i = 2\pi f_i$ при заданных постоянных значениях кажущихся скоростей V_1^* и V_2^* и соотношении l между спектральными составляющими.

Согласно (4), разность фаз в точке x_i определяется

$$\Delta\varphi(x_i) = \varphi_2 - \varphi_1 = x_i \frac{V_1^* - V_2^*}{V_1^* V_2^*} \omega_k + \Delta\varphi_0.$$

Обозначим через $\delta\Delta\varphi(x_i, x_{i+1} - x_i)$ изменение сдвига фаз между спектральными составляющими ω_k на отрезке $[x_{i+1} - x_i]$

$$\delta\Delta\varphi = \Delta\varphi(x_{i+1}) - \Delta\varphi(x_i) = (x_{i+1} - x_i) \frac{V_1^* - V_2^*}{V_1^* V_2^*} \omega_k,$$

откуда

$$[x_{i+1} - x_i] = \frac{\delta\Delta\varphi}{\omega_k} \frac{V_1^* V_2^*}{V_1^* - V_2^*} \quad (10)$$

Из фиг. 3 следует, что

$$\Delta = \frac{A_\Sigma(\varphi_2 - \varphi_1)_{\text{изм}} - A_\Sigma 180^\circ}{A_0} = \frac{\sqrt{A_0^2 + A^2 + 2AA_0 \cos(\varphi_2 - \varphi_1)} - (A_0 - A)}{A_0}.$$

Откуда разность фаз выразится

$$\Delta\varphi(x_i) = \varphi_2 - \varphi_1 = \arccos \left\{ \frac{\Delta^2}{2l} + \frac{1-l}{l} \Delta - 1 \right\}.$$

Так как определения проводятся вблизи точки, где фазовый сдвиг $\varphi_2 - \varphi_1 = 180^\circ$ и, учитывая, что отклонение фазового сдвига на $\delta\Delta\varphi$ в обе стороны от 180° даст одну и ту же погрешность Δ , можно максимально допустимое изменение фазового сдвига $\delta\Delta\varphi_{\text{макс}}$ выразить через максимально допустимую относительную погрешность $\Delta_{\text{макс}}$ и значение l следующим образом:

$$\delta\Delta\varphi(x_i)_{\text{макс}} = 2 \left\{ \pi - \arccos \left[\frac{\Delta_{\text{макс}}^2}{2l} + \frac{1-l}{l} \Delta_{\text{макс}} - 1 \right] \right\}$$

или

$$[x_{i+1} - x_i]_{\text{макс}} = \frac{\pi - \arccos \left[\frac{\Delta_{\text{макс}}^2}{2l} + \frac{1-l}{l} \Delta_{\text{макс}} - 1 \right]}{\pi f_k} \frac{V_1^* V_2^*}{V_1^* - V_2^*}. \quad (11)$$

Из (11) следует, что максимально допустимое расстояние между приборами обратно пропорционально частоте и, следовательно, при увеличении регистрируемых частот уменьшается. Поэтому нижний предел максимально допустимых расстояний между точками наблюдения будет определяться наивысшими частотами спектров регистрируемых колебаний

$$[x_{i+1} - x_i]_{\text{макс}} = \frac{\pi - \arccos \left[\frac{\Delta_{\text{макс}}^2}{2l} + \frac{1-l}{l} \Delta_{\text{макс}} - 1 \right]}{\pi f_B} \frac{V_1^* V_2^*}{V_1^* - V_2^*}. \quad (12)$$

Верхний предел наименьших баз наблюдения $x_n - x_1$ определяется из условия, чтобы наиболее низкочастотная спектральная составляющая интерференционной волны приняла на этой базе свое максимальное и минимальное значения, т. е. в общем случае изменение фазового сдвига между низкочастотными спектральными составляющими должно быть не менее 2π . Подставляя в (10) значения $(\delta\Delta\varphi_n)_{\min} = 2\pi$ и $\omega_k = \omega_n = 2\pi f_n$, получим:

$$[x_n - x_1]_{\min} = \frac{1}{f_n} \left(\frac{V_1^* V_2^*}{V_1^* - V_2^*} \right). \quad (13)$$

Из (12) и (13) можно определить минимальное количество N_{\min} равных интервалов наблюдения $[x_{i+1} - x_i]$, размещенных на базе $[x_n - x_1]$

$$N_{\min} = \frac{f_n}{f_n} \frac{\pi}{\pi - \arccos \left[\frac{\Delta_{\max}^2}{2l} + \frac{1-l}{l} \Delta_{\max} - 1 \right]}. \quad (14)$$

Вследствие периодичности функции $|\bar{S}(\omega_k, x_i)|$ необходимое число точек наблюдений равно минимальному числу интервалов N_{\min} , так как первая точка и точка $N + 1$ являются кратными, и наблюдение достаточно провести в одной из них.

Таким образом, число точек, необходимых для наблюдения, определяется допустимой погрешностью, отношением амплитуд спектральных составляющих интерферирующих волн и диапазоном регистрируемых частот.

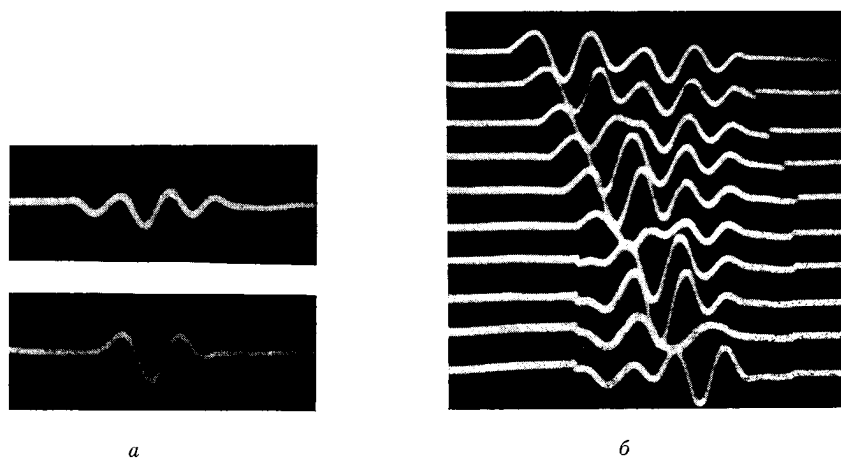
Как отмечалось выше, граница максимальных значений спектральных составляющих проводится во много раз точнее границы по минимальным значениям. Если погрешностью в определении максимальной составляющей пренебречь, как величиной малой более высокого порядка, то из (7) и (9) можно найти, что $\bar{\Delta}_{\max} \approx \frac{\Delta_{\max}}{2}$. Здесь через $\bar{\Delta}_{\max}$ обозначена максимально допустимая погрешность в определении амплитуд спектральных составляющих интерферирующих волн по отношению к преобладающей спектральной составляющей A_0 .

Исследование функции (14) показывает, что необходимое число точек наблюдения начинает быстро расти при $\bar{\Delta}_{\max} < 10\%$ и $l > 0,5$. Так, если вести наблюдения в диапазоне частот от 20 до 100 гц с максимально допустимой погрешностью $\bar{\Delta}_{\max} = 10\%$, то при $l = 0,2$ необходимо $N_{\min} = 10$, а при $l = 0,75$ $N_{\min} = 35$. Если $\bar{\Delta}_{\max} = 5\%$, то при $l = 0,2$ необходимо иметь $N_{\min} = 16$, а при $l = 0,75$ $N_{\min} = 54$.

§ 3. ПРИМЕРЫ РАЗДЕЛЕНИЯ СПЕКТРОВ ИНТЕРФЕРИРУЮЩИХ ВОЛН

Для экспериментальной проверки способа граничных значений было проведено моделирование интерференции регулярных волн. Две волны, записанные способом переменной ширины [14], многократно воспроизводились

с определенным сдвигом фаз, что позволяло получить интерференционное колебание, соответствовавшее определенной точке наблюдения. Затем сдвиг фаз менялся, что соответствовало интерференционному колебанию в других точках. Таким образом была последовательно промоделирована зона интерференции (фиг. 8). Полученные в результате спектры интерференционных колебаний представлены на фиг. 9. Спектры интерферирующих волн, вычисленные способом граничных значений, представлены



Фиг. 8. Пример моделирования зоны интерференции:

a — форма записи интерферирующих волн; *б* — интерференционные колебания, образовавшиеся в результате наложения двух простых волн.

на фиг. 10 (сплошные линии). Наблюдаемые спектры интерферирующих волн, полученные в результате раздельного воспроизведения одной и другой записи, представлены на фиг. 10 пунктирными линиями.

Приведенный пример является непосредственной экспериментальной проверкой предложенного способа, так как в данном случае нам заранее известны спектры интерферирующих волн.

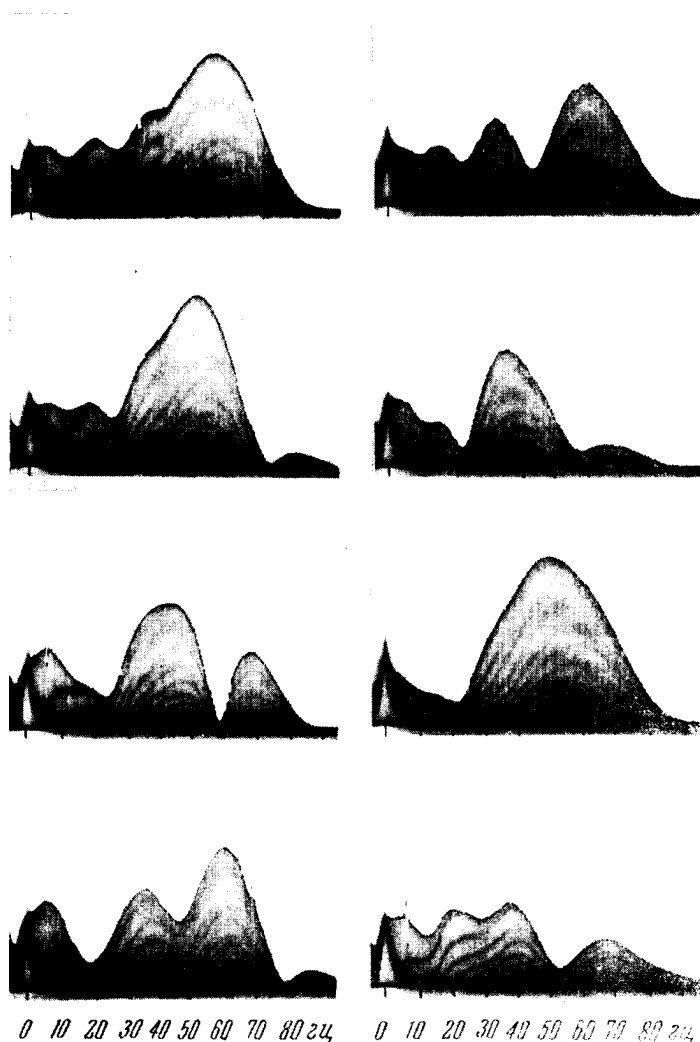
Хорошее совпадение вычисленных и наблюдаемых спектров интерферирующих волн, полученных при повторных опытах моделирования зоны интерференции, говорит о довольно высокой точности способа граничных значений.

Обработка полевого материала способом граничных значений

Полевое опробование способа огибающих было проведено в 1956—1957 гг. при изучении динамических особенностей сейсмических волн, отраженных от тонких слоев. В районе работ экспедиции отраженная волна t_a , соответствующая тонкому гипсоангидритовому слою, являлась доминирующей на записи и уверенно коррелировалась. На различных участках наблюдений запись волны t_a была в той или иной степени осложнена нерегулярными волнами-помехами, что в ряде случаев обусловило резкое

изменение частотного спектра волны от точки к точке. Часть полученного полевого материала была обработана способом граничных значений.

Используемая аппаратура имела семь каналов, запись которых осуществлялась способом переменной ширины. Если воспроизведение

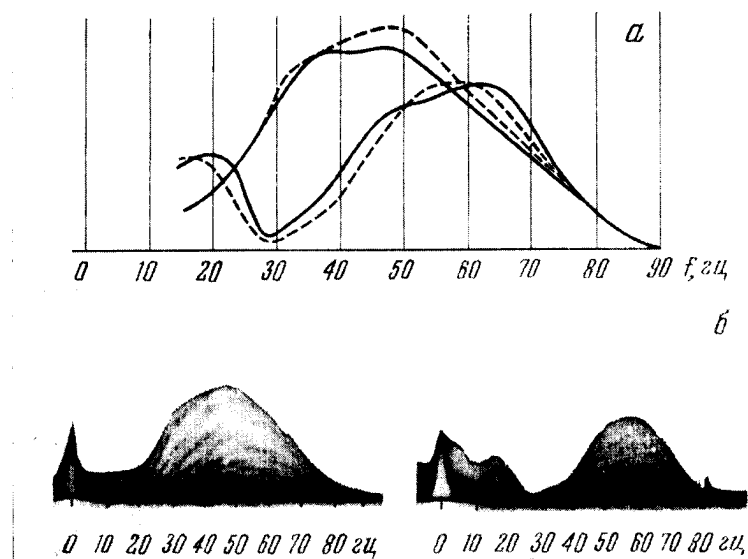


Фиг. 9. Спектры интерференционных колебаний, представленных на фиг. 8.

записей отдельных каналов было невозможно (в случаях слишком большой или слишком малой амплитуды записи), для целей частотного анализа использовались не все каналы. При этом совместной обработке подвергались 5 или 6 анализограмм, полученных по одной сейсмограмме.

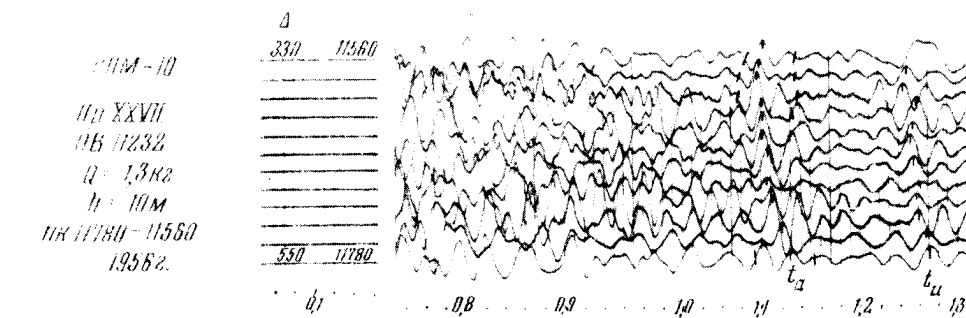
Один из примеров обработки пяти анализограмм представлен на фиг. 4а. Из рассмотрения фиг. 1 и фиг. 2, где представлена исходная сейсмограм-

ма и полученные по ней спектры видно, что волна t_a осложнена нерегулярными помехами, и ее спектр носит интерференционный характер. В результате обработки способом граничных значений был получен спектр волны t_a , представленный на фиг. 4б сплошной линией. Штрих-пунктиром



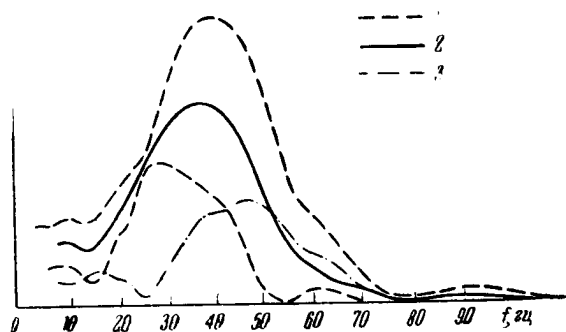
Фиг. 10. Спектры интерферирующих волн, вычисленные по способу граничных значений (а — сплошная линия) и наблюдаемые спектры двух интерферирующих волн, полученные при их раздельном воспроизведении (а — пунктир, б)

изображен осредненный спектр нерегулярных волн-помех, характерный для данного отрезка времени и интервала наблюдения. Другой пример



Фиг. 11. Второй пример записи отраженной волны t_a , осложненной нерегулярными помехами.

записи волны t_a , осложненной помехами, представлен на фиг. 11. Наблюдаемые спектры, полученные по сейсмограмме фиг. 11, представлены на фиг. 13, а результат их совместной обработки — на фиг. 12. Из сопостав-



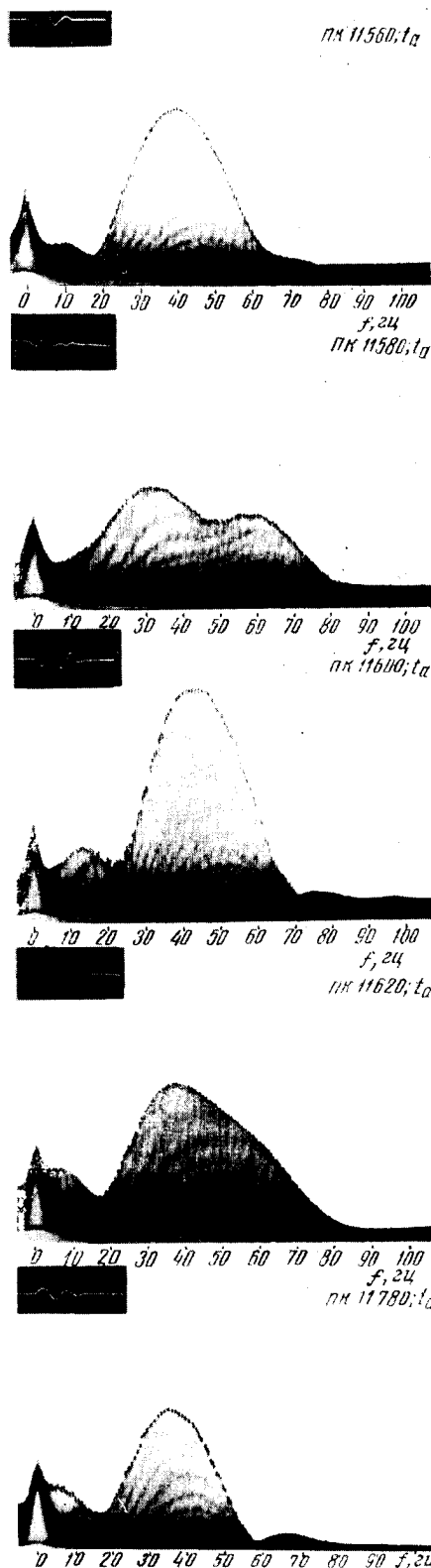
Фиг. 12. Результат обработки способом граничных значений спектров волн, представленных на фиг. 13.

1 — границы по максимальным и минимальным значениям; 2 — спектр волны t_a ; 3 — осредненный спектр волн-помех.

ления фиг. 46 и фиг. 12 видно, что спектры волны t_a , полученные на разных участках профиля, мало отличаются друг от друга, в то время, как исходные спектры резко изменяются от точки к точке (фиг. 2 и фиг. 13).

Обработка большого количества наблюдаемых спектров показала, что форма спектра отраженной волны t_a , зарегистрированной на разных участках, изменяется незначительно. Различие наблюдается в ширине спектра и в положении максимума. В то же время осредненные спектры нерегулярных волн-помех имеют различную форму на разных участках наблюдения. Сопоставление полученного материала показало целесообразность обработки интерференционных спектров способом граничных значений. Кроме того, экспериментально показано, что необходимое число каналов, рассчитанное по формуле (14), может быть

Фиг. 13. Наблюдаемые спектры волны t_a , интерферирующей с нерегулярными волнами-помехами.



уменьшено, и для получения необходимой точности достаточно иметь 5—7 каналов, запись которых обеспечивает возможность проведения частотного анализа.

ВЫВОДЫ

1. Предложен способ обработки наблюденных анализограмм, дающий возможность получать спектры сейсмических волн, регистрируемых в зоне интерференции. Способ состоит в том, что путем количественной обработки наблюденных спектров получают данные о спектрах интерферирующих волн. Предварительно находят максимальные и минимальные значения спектральных составляющих интерферирующих волн, для чего проводят граничные кривые по их максимальным и минимальным значениям, а затем спектральные составляющие интерферирующих волн определяют как полусумму и полуразность ординат границ. Применение этого способа может значительно расширить возможности частотного анализа.

2. Предложенный способ граничных значений требует получения неискаженных записей волн в ряде точек в зоне интерференции при одной расстановке приборов. Полученные по этим записям интерференционные спектры совместно обрабатываются графическим способом, который технически прост и занимает мало времени. Наблюденные анализограммы копируются на одну кальку и для полученного набора спектров проводятся две границы — по минимумам и по максимумам спектральных составляющих. Затем графически строятся кривые, ординаты которых равны полусумме и полуразности ординат границ. Эти кривые и являются спектрами двух интерферирующих волн.

3. Проведенная оценка точности и результаты экспериментального опробования способа показывают, что использование сравнительно небольшого числа каналов, допускающих последующее воспроизведение, обеспечивает удовлетворительную точность получаемых материалов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. В. Береза, А. И. Слуцковский. Блок анализирующих гальванометров для приближенного частотного анализа сейсмических колебаний. Развед. и промысл. геофиз., вып. 16, 1952.
2. К. К. Запольский. Аппаратура и методика исследования физических характеристик сейсмических волн в реальных средах. Кандид. дисс., Геофиз. ин-т АН СССР, 1952.
3. Г. В. Береза. Аппаратура для лабораторного частотного анализа сейсмических колебаний. Прикл. геофиз., вып. 16, Гостоптехиздат, 1957.
4. J. J. J a k o s k y. Frequency analysis of seismic waves. Geophysics, v. 17, N 4, 1952.
5. Л. Л. Худзинский, А. Я. Меламуд. Станция частотного анализа сейсмических колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1947, № 9.
6. В. С. Воюцкий, А. И. Слуцковский. Частотный анализ сейсмических колебаний. Прикл. геофиз., вып. 8, Гостоптехиздат, 1952.
7. А. И. Слуцковский. К вопросу о частотном анализе. Прикл. геофиз., вып. 9, Гостоптехиздат, 1952.

-
8. Ф. М. Гольцман. К вопросу о частотном анализе сейсмических колебаний. Вестн. ЛГУ, 1952, № 2.
 9. О. Г. Шамина. Частотный анализ сейсмических колебаний. Кандид. дисс., Геофиз. ин-т АН СССР, 1954.
 10. А. И. Слуцковский. Частотный анализ сейсмических колебаний. Кандид. дисс., НИИГР, 1956.
 11. Мэлли. Анализ и обработка записей колебаний. Машгиз, 1948.
 12. И. П. Косминская. Способы анализа амплитудных кривых и годографов фаз сложных гармонических волн. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 30, 1954.
 13. И. П. Косминская. Анализ зон интерференции сейсмических волн. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 35, 1956.
 14. А. И. Парфентьев. Физические основы оптической записи звука. Госкиноиздат, 1947.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

В. С. Исеев

ОБ ИЗМЕНЕНИИ СПЕКТРОВ ВОЛН ПРИ ГРУППИРОВАНИИ СЕЙСМОГРАФОВ

Приведены расчетные и экспериментальные данные об искажениях спектров импульсных сейсмических волн при группировании. Показано, что при группировании сейсмографов изменяются амплитуды спектральных составляющих и форма спектров сейсмических колебаний. Исследованы изменения спектров полезных волн и волн-помех.

Из теории направленного действия группирования для стационарных гармонических колебаний [1—4] следует, что при группировании сейсмографов (взрывов) искажается только амплитуда колебаний. Другие динамические особенности колебаний остаются неизменными.

При импульсных же колебаниях за счет группирования наряду с искажением амплитуды колебаний изменяется форма записи [5—9], изменяется (увеличивается) период колебаний [5,9]. Эти факты, очевидно, свидетельствуют о том, что при группировании сейсмографов следует ожидать изменений спектров сейсмических колебаний. О существовании искажений спектров импульсных сейсмических волн при группировании говорит также то обстоятельство, что, как следует из рассмотрения характеристик направленности группирования, полученных для стационарных гармонических колебаний [1—4] и для импульсных колебаний [5, 8, 9], чувствительность группы приборов к различным частотам колебаний различна.

В настоящей работе приведены расчетные и экспериментальные данные об изменениях спектров регулярных и нерегулярных импульсных колебаний при группировании. Изучение искажений спектров регулярных колебаний разделено на две части. Во-первых, рассматриваются искажения спектров волн (полезных волн), которые мало искажаются группированием. Во-вторых, искажения спектров волн (волн-помех), которые, благодаря соответствующему подбору параметров групп, существенно подавляются при группировании. Расчеты и основные экспериментальные данные получены применительно к линейной группе приборов, состоящей из четырех сейсмографов ($n = 4$) одинаковой чувствительности, расположенных вдоль направления пункта взрыва — пункт на-

блюдения (продольное группирование) на одинаковых расстояниях Δx друг от друга. Некоторые экспериментальные данные об искажениях спектров волн получены также для поперечного группирования ($n=4$) и площадного группирования ($n=4$). При поперечном группировании сейсмографы в группе располагались вдоль прямой, перпендикулярной направлению пункта взрыва — пункт наблюдения. При площадном группировании приборы группы расставлялись по углам квадрата, одна сторона которого совпадала с направлением пункта взрыва — пункт наблюдения.

Приборы в группе были соединены параллельно. В этом случае импеданс входной цепи сейсмического канала применявшейся сейсмической станции при использовании группирования ($n = 4$) практически совпадал с импедансом входной цепи сейсмического канала при работе с одиночными приборами. Соответственно этому и силы токов во входной цепи сейсмического канала в этих двух случаях были одинаковыми, а, значит, чувствительность сейсмического канала практически была равна чувствительности сейсмического канала в случае работы с одиночными приборами. Это обстоятельство позволяет удобно проводить сравнение записей колебаний на сейсмограммах и соответствующих им спектров.

Изучение искажений спектров волн по экспериментальным данным в этой статье проводится главным образом на основании сопоставления спектров колебаний, полученных при работе с одиночными приборами и при группировании.

§ 1. ЧАСТОТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОДОЛЬНЫХ ГРУПП СЕЙСМОГРАФОВ

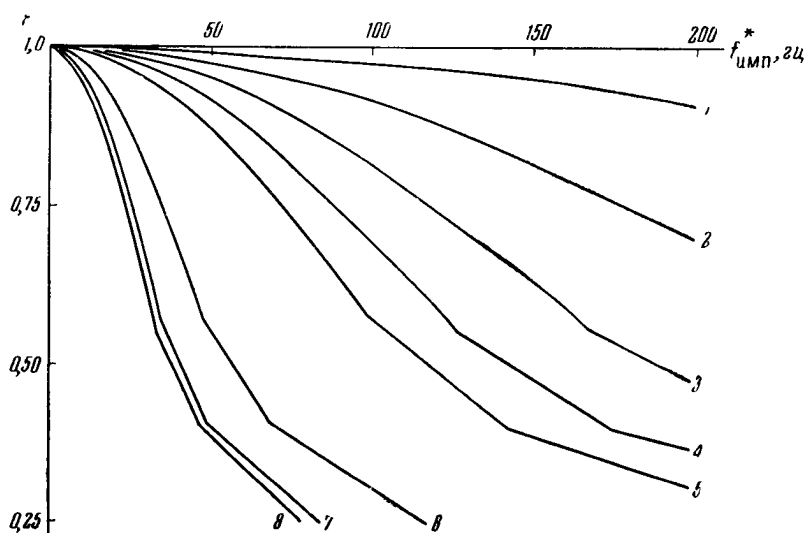
Прежде чем переходить к изучению искажений спектров импульсных колебаний при группировании, выясним, каких изменений в спектрах регистрируемых импульсных волн можно ожидать за счет неодинаковой чувствительности групп приборов к разным частотным компонентам волн. С этой целью в данном параграфе рассмотрим частотные характеристики групп сейсмографов (взрывов) в случае импульсных колебаний.

При определении частотной характеристики группы (аналогично тому, как это сделано в работе [9]) будем исходить из понятия о характеристиках направленности групп. Характеристики направленности групп в случае импульсных колебаний рассматривались в работах [5, 8 и 9]; там же даны способы получения их и приведены примеры характеристик для некоторых импульсов. Характеристики направленности групп представляют собой зависимость коэффициента направленности F от величины $\frac{\Delta\tau}{T_{\text{имп}}^*} = \Delta\tau \cdot f_{\text{имп}}^*$

где $\Delta\tau$ — разность времен прихода волн к двум соседним приборам группы; $T_{\text{имп}}^*$ — кажущийся или видимый период регистрируемых сейсмических волн [10]; $f_{\text{имп}}^*$ — кажущаяся частота этих волн. Параметром характеристик направленности группы является число n сейсмографов в группе. Коэффициент направленности F или чувствительность групп приборов

определяется нами так же, как и в работах [5, 8, 11] отношением максимального мгновенного значения амплитуды для данного угла i подхода волн к наибольшему из этих значений, соответствующему углу подхода волн $i = 0^\circ$ [5].

Если наряду с числом n приборов в группе в качестве параметра рассматривать разность $\Delta\tau$ времен прихода волн к двум соседним приборам группы, то характеристики направленности можно истолковать как частотные характеристики группы сейсмографов (взрывов) $F(f_{\text{имп}}^*)$, которые ниже будем называть просто частотными характеристиками группы.



Фиг. 1. Частотные характеристики группы $n=4$ в случае импульса, состоящего из одного периода синусоиды, при следующих различиях $\Delta\tau$ времен прихода волн к соседним приборам группы:

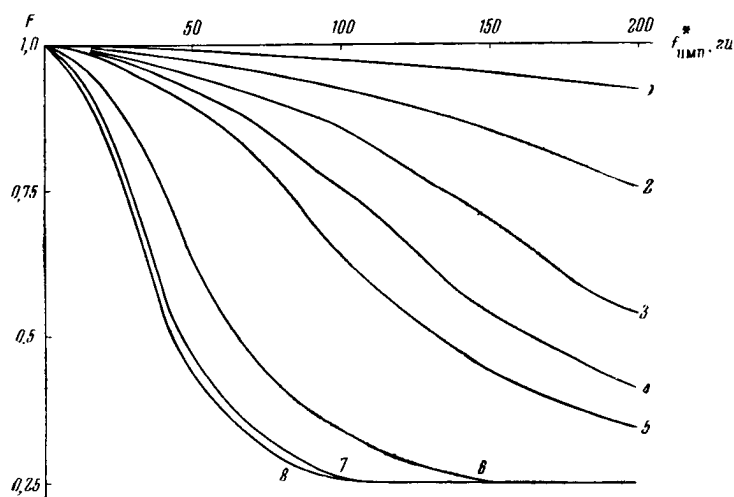
- 1) $\Delta\tau = 0,000285$ сек; 2) $\Delta\tau = 0,00057$ сек; 3) $\Delta\tau = 0,000857$ сек; 4) $\Delta\tau = 0,001140$ сек; 5) $\Delta\tau = 0,001403$ сек; 6) $\Delta\tau = 0,002857$ сек; 7) $\Delta\tau = 0,004$ сек; 8) $\Delta\tau = 0,004286$ сек.

На фиг. 1 например, для различных значений параметра $\Delta\tau$, приведены частотные характеристики групп для импульса в форме отрезка синусоиды, состоящего из одного периода; параметр n для всех кривых оставался постоянным, равным 4. На фиг. 2 для тех же значений параметров представлено семейство частотных характеристик группы для импульса типа

$$f(t) = \begin{cases} 0 & \text{при } t < 0 \\ A \left[2 \sin \frac{2\pi t}{T_{\text{имп}}} - \sin \frac{4\pi t}{T_{\text{имп}}} \right] & 0 \leq t \leq T_{\text{имп}}, \\ 0 & t > T_{\text{имп}} \end{cases} \quad (1)$$

где A — постоянная, зависящая от интенсивности колебания; $T_{\text{имп}}$ — постоянная, зависящая от формы колебания и определяющая длительность импульса; для данного импульса $T_{\text{имп}} \approx 1,47 T_{\text{имп}}^*$ (см. в работе [10] фиг. 1); t — время.

Характерной чертой импульса (1) является то, что функция, его определяющая, а также ее производные непрерывны при всех значениях t [12]. Производные же от функции, характеризующей импульс в форме отрезка синусоиды в начале и в конце колебания, терпят разрыв непрерывности. Вследствие этого частотные характеристики групп для импульса в форме отрезка синусоиды (фиг. 1) имеют изломы, которые соответствуют изломам характеристик направленности групп (см. [5]). На фиг. 3 для сравнения приведено семейство частотных характеристик групп для стационарных гармонических колебаний. При построении частотных характеристик групп для всех трех типов колебаний мы ограничились частотами,



Фиг. 2. Частотные характеристики групп $n=4$ в случае импульсных колебаний типа (1). Параметры кривых те же, что и на фиг. 1.

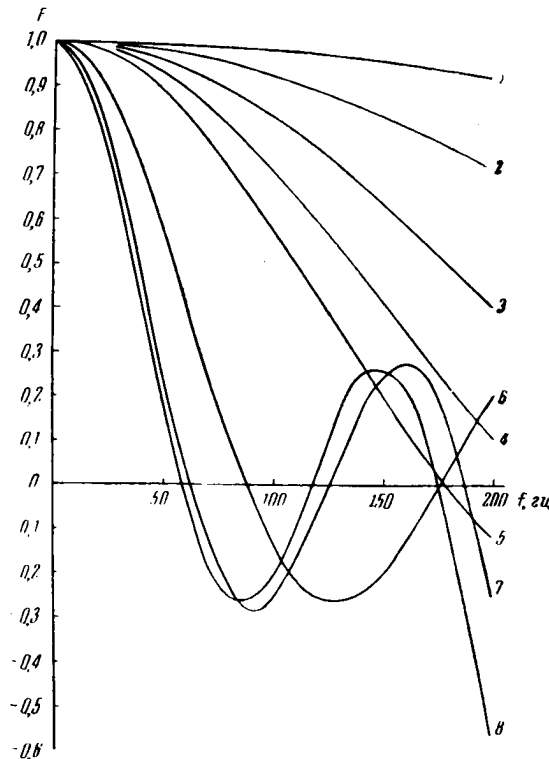
не превышающими 200 гц, поскольку этот интервал частот представляет наибольший интерес для сейсморазведки.

Как и в характеристиках направленности групп, в частотных характеристиках групп можно выделить область основного максимума. Ширина основного максимума частотной характеристики определяется интервалом низких частот $f_{групп}^*$, в пределах которого чувствительность группы приборов F не принимает значений, меньших чем 0,7 [2]. Область основного максимума частотных характеристик групп может охватывать различный диапазон частот в зависимости от величины параметров Δt и n .

Из рассмотрения частотных характеристик групп (фиг. 1—3) можно сделать следующие выводы:

1. При малых значениях Δt как в случае импульсных, так и в случае стационарных гармонических колебаний частотные характеристики групп представляют собой монотонно спадающие кривые. При увеличении Δt

кривые для стационарных гармонических колебаний имеют несколько экстремумов; коэффициент направленности F для отдельных частот принимает нулевые значения. Для импульсных колебаний чувствительность группы приборов F при увеличении Δt также существенно понижается. Однако, кривые $F(f_{\text{имп}})$ в этом случае не имеют экстремумов и не пересекают прямую $F = 0$, т. е. ни одна составляющая спектра импульсной



Фиг. 3. Частотные характеристики групп $n = 4$ в случае стационарных гармонических колебаний. Параметры кривых те же, что и на фиг. 1.

волны при группировании полностью не подавляется.

2. Общей особенностью частотных характеристик групп в случае импульсных и в случае стационарных гармонических колебаний является подчеркивание низкочастотных составляющих спектра. Это видно из существования постоянного максимума характеристик при частоте $f = 0$ вне зависимости от параметров n и Δt .

3. Применение группирования сейсмографов влечет за собой искажения спектров, заключающиеся в преимущественном ослаблении высокочастотных составляющих спектра.

4. В пределах основного максимума частотные характеристики групп при импульсных и стационарных гармонических колебаниях близки друг к другу.

5. Степень искажения спектров импульсных волн, вследствие различной чувствительности группы приборов к колебаниям разной частоты при $n = \text{const}$ существенно зависит от параметра Δt . С увеличением значений Δt спектр искажается в большей степени.

6. При таких значениях n и Δt , при которых частоты регистрируемых волн соответствуют области основного максимума частотной характеристики группы, искажения спектров волн практически несущественны.

В последующей части работы будут приведены результаты теоретического (§ 2) и экспериментального (§ 3—5) исследования формы спектров импульсных колебаний на выходе группы.

§ 2. МЕТОДИКА И НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ РАСЧЕТОВ СПЕКТРОВ КОЛЕБАНИЙ НА ВЫХОДЕ ГРУППЫ

В настоящем параграфе обсуждаются возможности теоретического изучения спектров импульсных колебаний на выходе группы. На отдельных примерах рассмотрены изменения спектров колебаний при группировании.

Теоретически спектр колебаний на выходе группы можно определить двумя способами: 1) путем перемножения спектра подаваемого импульса на частотную характеристику группы $F(f_{ггмв})$, поскольку группа сейсмографов представляет собой линейную систему, 2) путем вычисления спектров суммарного колебания на выходе группы, если для заданного на входе группы импульса определена функция, характеризующая суммарное колебание на выходе группы. Вычисления спектра подаваемого импульса в первом способе и спектра суммарного колебания на выходе группы во втором способе для импульсов $f(t)$, удовлетворяющих условиям Дирихле и абсолютно интегрируемых в бесконечных пределах, могут быть выполнены при помощи интеграла Фурье:

$$f(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} S(\omega) e^{j\omega t} d\omega,$$

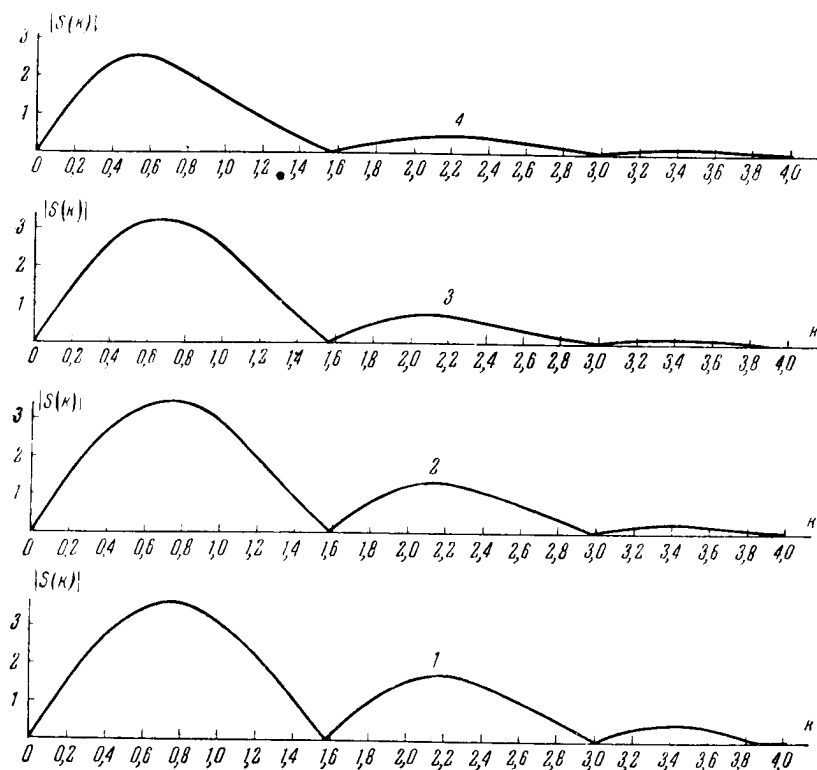
где

$$S(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t) e^{-j\omega t} dt.$$

Величина $S(\omega)$ выражает не непосредственно амплитуду C какой-либо спектральной составляющей, а так называемую спектральную плотность $S(\omega) = \frac{dC}{d\omega}$ (см. [13]). Часто опускают эту деталь и называют $S(\omega)$ комплексным спектром непериодической функции, а абсолютное значение (модуль) этой величины $\Phi(\omega) = |S(\omega)|$ просто спектром [13]. Учитывая же, что спектральная плотность $S(\omega)$ и амплитуда C пропорциональны и определяют друг друга, и принимая во внимание используемую в сейсмике терминологию, абсолютное значение $|S(\omega)|$ для той или иной частотной составляющей спектра ω в данной статье будем называть амплитудой этой составляющей спектра.

Оба способа определения спектров колебаний на выходе группы достаточно трудоемки. В первом способе трудоемкой операцией является получение частотных характеристик групп, которые, так же, как и характеристики направленности, различны для разных импульсов [5]. Например, при графическом способе получения частотных характеристик (которым пользовался автор статьи) необходимо рассчитывать суммарные колебания на выходе группы [5] для разных частотных составляющих

импульса $f_{\text{имп}}^*$, что занимает много времени¹. Особенностью определения спектров колебаний при группировании вторым способом является то, что, как показано в работе [5], суммарные колебания на выходе группы во времени распадаются на квазистационарную и нестационарные зоны колебаний (всего $2n - 1$ интервала). Например, при группировании четырех приборов колебательное движение распадается на шесть нестационарных и одну квазистационарную зоны.



Фиг. 4. Спектры колебаний на выходе группы в случае импульсных колебаний типа (1) для ряда различий $\Delta\tau$ во времена прихода импульса к соседним сейсмографам группы:

- 1) $\Delta\tau = 0$; 2) $\Delta\tau = 0,05 (T_{\text{имп}}^*)_0$; 3) $\Delta\tau = 0,1 (T_{\text{имп}}^*)_0$; 4) $\Delta\tau = 0,2 (T_{\text{имп}}^*)_0$.

ционарных и одну квазистационарную зоны. В каждой из указанных зон колебательное движение описывается своей функцией. В связи с этим при определении спектра суммарного колебания на выходе группы мето-

¹ Следует заметить, что частотные характеристики групп для импульсных колебаний, полученные указанным путем, не позволяют выявить некоторые детали изменения спектров в тех случаях, когда параметры групп подобраны с целью подавления той или иной волны, другими словами в тех случаях, когда импульсное колебание по значениям $f_{\text{имп}}^*$, n и $\Delta\tau$ находится за пределами основного максимума частотной характеристики группы.

дом интеграла Фурье необходимо первоначально рассчитывать комплексные спектры для каждой зоны колебаний; затем их алгебраически складывать и находить искомый спектр $\Phi(\omega) = |S(\omega)|$. Вычисления спектров колебаний на выходе группы вторым способом чрезвычайно громоздки даже в том случае, когда к группе приборов подходит простейший импульс в форме отрезка синусоиды. Поэтому первый способ является более удобным для расчетов.

В качестве примера на фиг. 4 приведены рассчитанные первым способом спектры суммарных колебаний на выходе группы, состоящей из четырех приборов ($n=4$) в случае импульса (1) для ряда значений $\frac{\Delta\tau}{(T_{\text{имп}}^*)_0} = (f_{\text{имп}}^*)_0 \Delta\tau$,

где $(T_{\text{имп}}^*)_0$ — преобладающий период импульса. По оси ординат на этой фигуре отложена амплитуда спектра; по оси абсцисс — отношение k текущей круговой частоты $\omega_{\text{имп}}^*$ к преобладающей круговой частоте данного импульса $(\omega_{\text{имп}}^*)_0$,

$$(\omega_{\text{имп}}^*)_0 = 2\pi (f_{\text{имп}}^*)_0.$$

При значении $\frac{\Delta\tau}{(T_{\text{имп}}^*)_0} = 0$ (независимо от типа импульса) спектр колебаний на выходе группы совпадает со спектром заданного импульса¹.

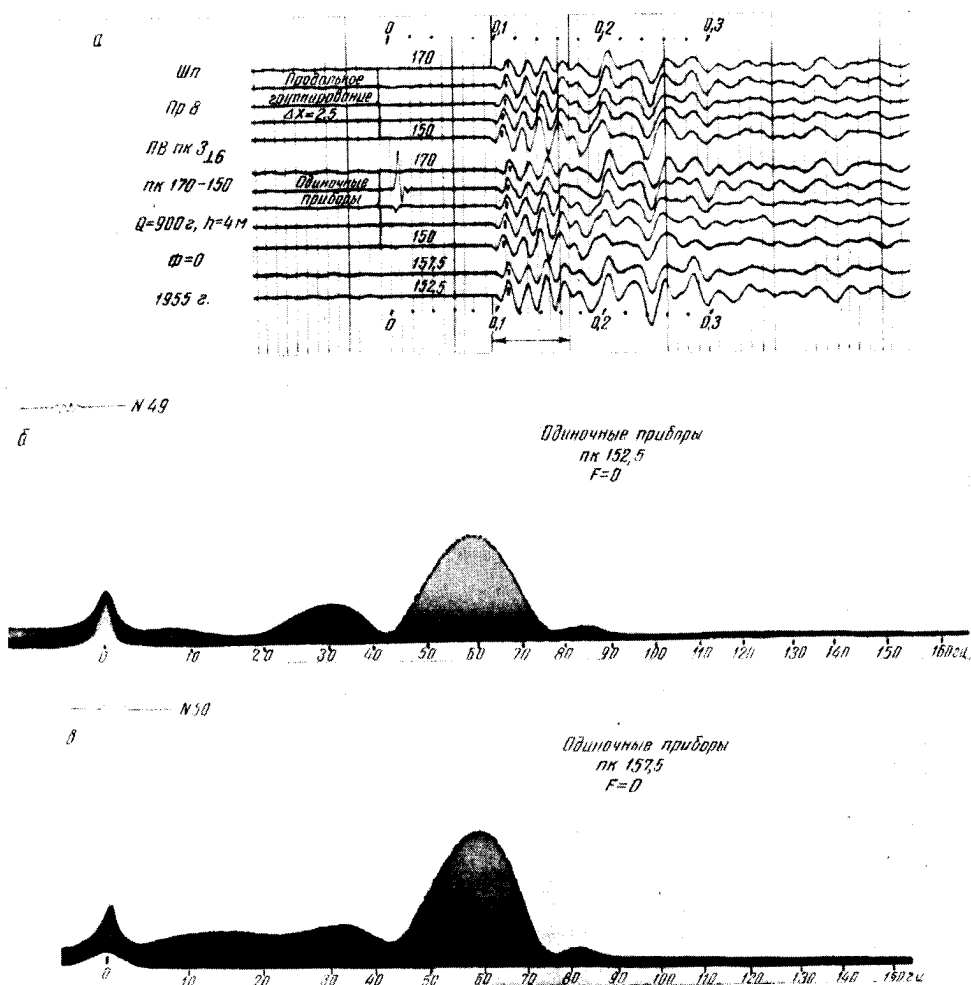
Значения $\frac{\Delta\tau}{(T_{\text{имп}}^*)_0} = (f_{\text{имп}}^*)_0 \Delta\tau$, равные 0,05 и 0,1 в данном примере, когда $n=4$, соответствуют области основного максимума частотной характеристики группы; значение $\frac{\Delta\tau}{(T_{\text{имп}}^*)_0} = (f_{\text{имп}}^*)_0 \Delta\tau = 0,2$ находится за пределами области основного максимума этой характеристики.

Рассмотрение приведенных спектров (фиг. 4) показывает, что при группировании они заметно изменяются. Максимальная амплитуда спектральных составляющих уменьшается по своей величине и сдвигается в сторону низких частот. Искажается форма спектра. Но вообще изменения спектров импульсных колебаний, которые по значению частоты $(f_{\text{имп}}^*)_0$ (при заданных параметрах n и $\Delta\tau$) соответствуют области основного максимума частотной характеристики группы, сравнительно невелики.

§ 3. МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ СПЕКТРОВ ВОЛН ЗА СЧЕТ ГРУППИРОВАНИЯ

Весь полевой сейсмический материал, который будет обсуждаться ниже, получен в Подмосковной экспедиции Института физики Земли АН СССР в 1955 г. Он содержит данные об искажениях за счет группирования спектров полезных волн и волн-помех. Изменения спектров полезных волн изучаются на примере объемных преломленных волн; изменения спектров

¹ Вопрос о несовпадении частоты максимума спектра импульса с преобладающей частотой импульса (фиг. 4) рассматривается в работе [10].



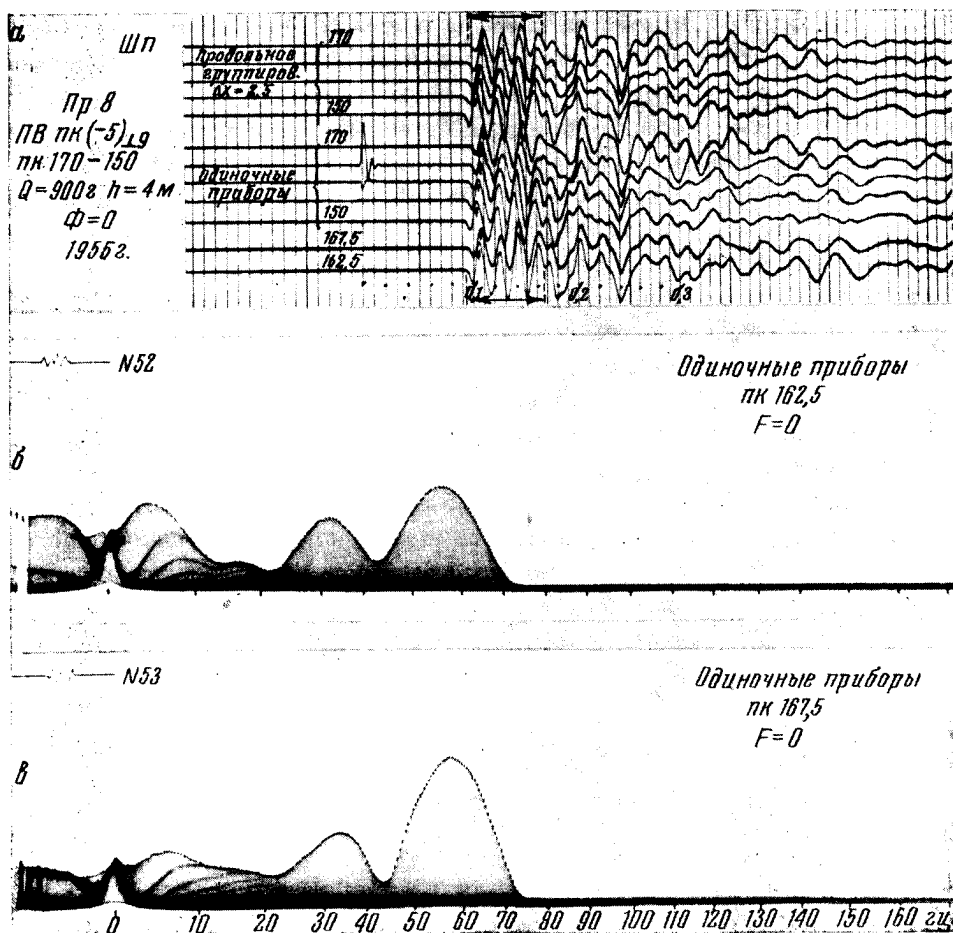
Фиг. 5. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции частотного анализа (а), и анализогаммы волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одиночными сейсмографами (б и в).

Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

волн-помех — на примере регулярных поверхностных волн Лява и нерегулярных колебаний.

Полевые опытные работы проводились при продольном, поперечном и площадном группировании. В группе при всех экспериментах было четыре прибора ($n = 4$). Для получения спектров колебаний использовалась станция частотного анализа (ЧА), сконструированная в ИФЗ [14].

Некоторые примеры, касающиеся искажений спектров объемных преломленных волн при группировании, будут даны здесь не для простых волн, а для сложных интерференционных колебаний. Однако принятая методика изучения искажений спектров колебаний (основанная на сопоставлении спектров колебаний при работе с одиночными приборами и



Фиг. 6. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции ЧА (а), и анализогаммы волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одиночными сейсмографами (б и в). Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

при группировании) позволяет выявить основные особенности искажений спектров регулярных колебаний при группировании и в случае сложных колебаний.

Прежде чем приступить к изложению экспериментальных данных об искажениях спектров волн за счет группирования, остановимся на вопросе о непостоянстве спектра волны, подходящей к разным приборам группы.

Экспериментальные данные о непостоянстве спектра волны в разных точках профиля, близко расположенных друг от друга. При теоретическом рассмотрении спектров волн при группировании предполагалось, что спектр волны, подходящей к разным приборам группы, остается неизменным. В полевых же условиях спектры одной и той же волны в разных пикетах профиля и, в частности, в точках расположения приборов группы и в точке, относящейся к центру группы, могут отличаться друг от друга.

На фиг. 5а и 6а в качестве примера представлены две сейсмограммы; записи на них идентичны, за исключением нижних двух трасс. На одной сейсмограмме на нижних трассах записаны колебания, зарегистрированные одиночными приемниками, расположенными на пикетах 152,5 и 157,5, а на другой — приемниками, расположенными на пикетах 162,5 и 167,5. Указанные пикеты расположены на расстоянии 5 м друг от друга. Для зарегистрированной на этих пикетах в интервале значений t от 0,09 до 0,169 сек группы волн, которую для сокращения в дальнейшем будем называть просто волной, определены спектры, приведенные на фиг. 5б, 5в и 6б, 6в. В верхних левых углах каждой анализограммы помещены фотографии проанализированных колебаний. Сравнивая между собой спектры, представленные на фиг. 5б и 5в и относящиеся к записям одиночных приборов, расположенных на пикетах 152,5 и 157,5, а также спектры, представленные на фиг. 6б и 6в и относящиеся к записям одиночных приборов, расположенных на пикетах 162,5 и 167,5, можно отметить, что они отличаются друг от друга. В частности, не одинаковы преобладающие частоты колебаний; различаются по своей величине максимальные значения амплитуд составляющих спектра. При этом заметим, что частоты экстремумов изменяются очень мало; соотношения же амплитуд основного и побочного максимумов (A_I/A_{II}) изменяются значительно (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Пикет	Преобладающая частота, гц		A_I / A_{II}
	основного максимума	побочного максимума	
152,7	58,5	30	2,70
157,5	59	32	3,43
162,5	57	31,5	1,48
167,5	58	33	2,02

При получении сейсмограмм (фиг. 5а и 6а) взрывы производились в близко расположенных друг от друга скважинах на одной и той же глубине. Третья — седьмая трассы снизу на этих двух сейсмограммах соответствуют записям колебаний одиночными приборами, расположенными на одноименных пикетах профиля; хорошее сходство формы записей, соответствующих одним и тем же пикетам, свидетельствует о том, что спектры волны, зарегистрированной при взрывах в соседних скважинах, в данном случае мало отличаются друг от друга. В таком случае справедливо сравнение спектров колебаний, зарегистрированных одиночными приборами на пикетах 152,5 и 157,5 от одного взрыва, со спектрами колебаний, зарегистрированных на пикетах 162,5 и 167,5 от другого взрыва (см. фиг. 5б, 5в, 6б, 6в и табл. 1). Это сравнение подтверждает отмеченное выше обстоятельство, что в разных пикетах профиля спектры несколько отличаются друг от друга; наиболее заметно различаются соотношения амплитуд экстремумов спектра.

Различие спектров одной и той же волны в близко расположенных друг от друга точках профиля — точках расположения приборов группы — может оказывать влияние на спектр волны, зарегистрированной группой приборов. Поэтому мы вправе отмечать только общие закономерности, касающиеся искажений спектров колебаний при группировании.

Ниже перейдем непосредственно к изучению искажений спектров волн при группировании. При этом следует заметить, что все сопоставляемые спектры соответствуют записям, полученным от одного и того же взрыва и зарегистрированным на одной и той же сейсмограмме.

§ 4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ОБ ИЗМЕНЕНИИ СПЕКТРОВ ПОЛЕЗНЫХ ВОЛН ЗА СЧЕТ ГРУППИРОВАНИЯ

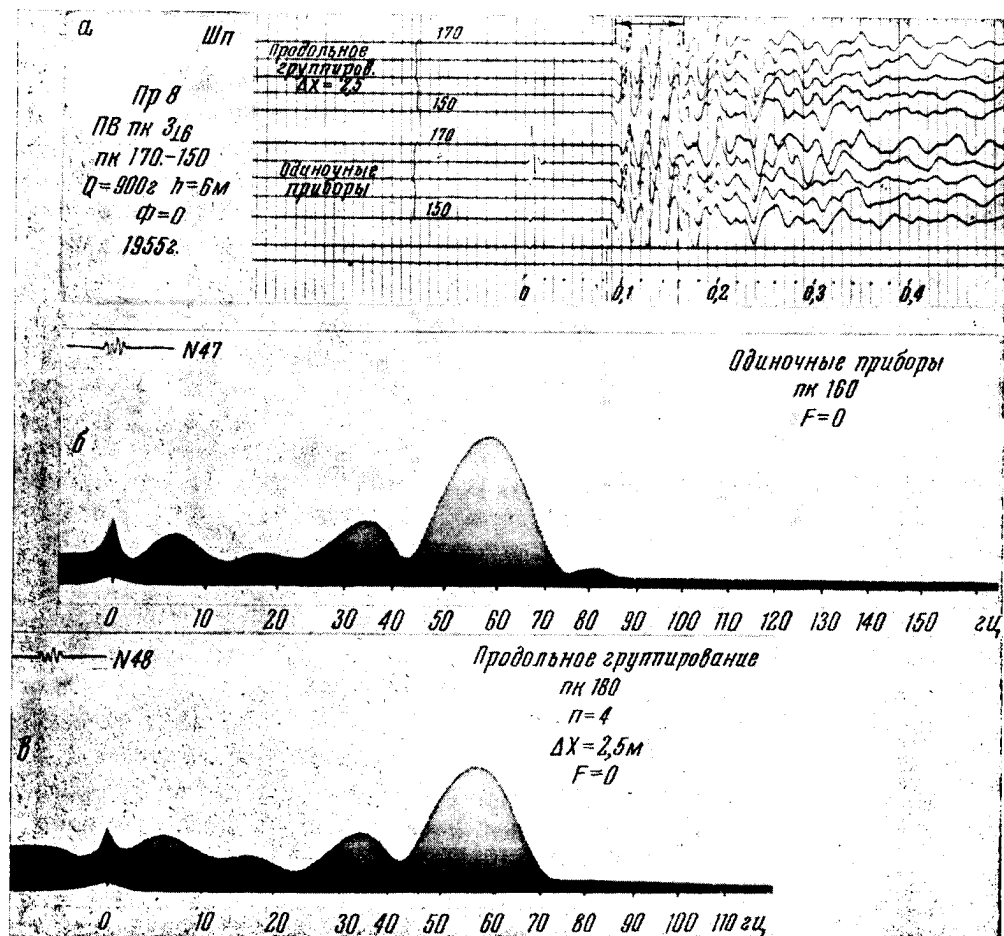
Изменение спектров полезных волн при продольном группировании. При применении группирования сейсмографов обычно работают при таких значениях параметров n и Δt частотных характеристик групп, при которых величины преобладающих частот полезных волн соответствуют области основного максимума этих характеристик. В этих случаях не следует ожидать значительных отличий спектра полезной волны при группировании от спектра той же волны, зарегистрированной одиночным прибором, расположенным в центре группы. Убедимся в этом на примерах.

На сейсмограмме, приведенной на фиг. 7а, на верхних пяти трассах колебания зарегистрированы группой приборов; на нижних пяти трассах — одиночными приборами. Отметим, что формы записей при работе с одиночными приборами и группами приборов, расположенными на тех же пикетах профиля (фиг. 7а), мало отличаются друг от друга. Для колебаний, зарегистрированных одиночным прибором и группой приборов, расположенных на пикете 160, были определены спектры волны, полученной в первых вступлениях в интервале времен t от 0,09 до 0,164 сек (см. фиг. 7б и 7в); фотографии проанализированных колебаний, как и на всех приведенных в данной работе анализограммах, представлены в верхних левых углах анализограмм. Сравнивая эти спектры, можно видеть, что форма их (как и форма записей на сейсмограмме) в общих чертах совпадает, но отмечаются и некоторые изменения спектра колебаний на выходе группы. Основным максимум спектра немного сдвинут в сторону более низких частот, стал менее интенсивным; уменьшилось также соотношение (A_I/A_{II}) амплитуд основного (с большей частотой) и побочного максимумов спектра (см. табл. 2).

Т а б л и ц а 2

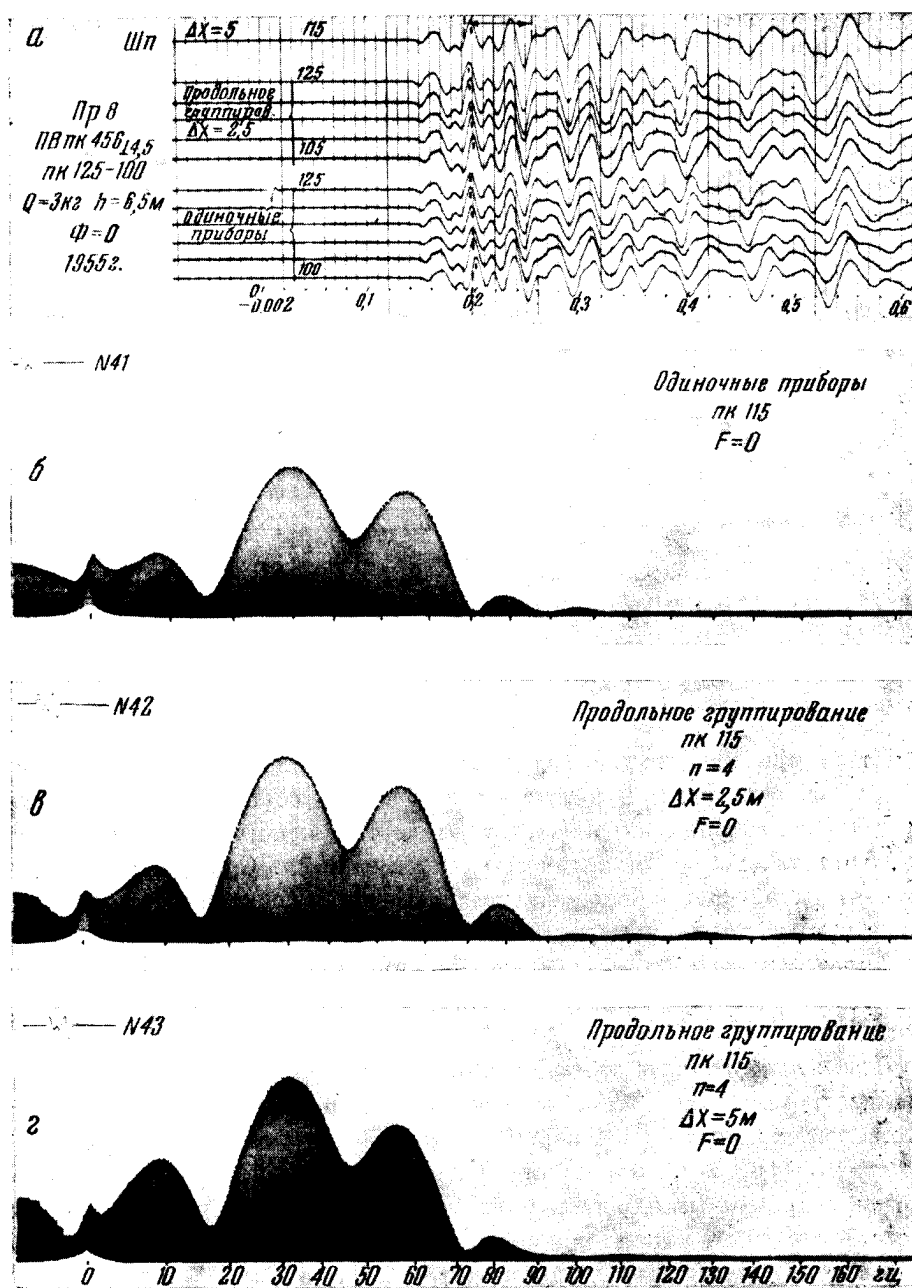
Регистрация на пк 160	Преобладающая частота, гц		A_I/A_{II}
	основного максимума	побочного максимума	
Одиночный прибор	58,5	34	2,375
Группа приборов ($\Delta x = 5$ м; $n=4$)	57	34	2,207

10*



Фиг. 7. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции ЧА (а), и анализограммы волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одиночным прибором (б) и группой сейсмографов (продольное группирование) при $\Delta x = 2,5$ м (в). Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

Другой пример, характеризующий изменение спектра колебаний за счет группирования, рассмотрим для группы преломленных волн, регистрируемой в области последующих вступлений. На фиг. 8а представлена сейсмограмма, на которой колебания зарегистрированы одиночными приборами (нижние шесть трасс) и группой приборов ($n = 4$) при расстояниях между приборами в группе $\Delta x = 2,5$ м и $\Delta x = 5$ м (верхняя трасса). На одном из пикетов профиля (пк 115) получены записи всех трех типов. Для волны, зарегистрированной на этом пикете в интервале времен t от 0,19 до 0,25 сек, получены анализограммы, представленные на фиг. 8б, в, г. Заметим, что при обоих применяемых расстояниях Δx между приборами в группе ($n = 4$) и при данной величине кажущейся скорости рас-



Фиг. 8. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции ЧА (а), и анализогаммы волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одиночным прибором (б) и группами сейсмографов (продольное группирование) при $\Delta x = 2,5$ м и $\Delta x = 5$ м (ПК 115) (в и г).

Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

пространения волн V^* , преобладающие частоты $f_{\text{имп}}^*$ рассматриваемой волны соответствуют области основного максимума частотной характеристики группы.

Из сопоставления приведенных анализогамм (фиг. 8б, в, г) можно видеть, что искажения спектра преломленной волны за счет группирования в данном примере сравнительно невелики и выражаются главным образом в изменениях амплитуд и их соотношений для различных частотных компонент; преобладающие же частоты практически не изменяются, (см. табл. 3).

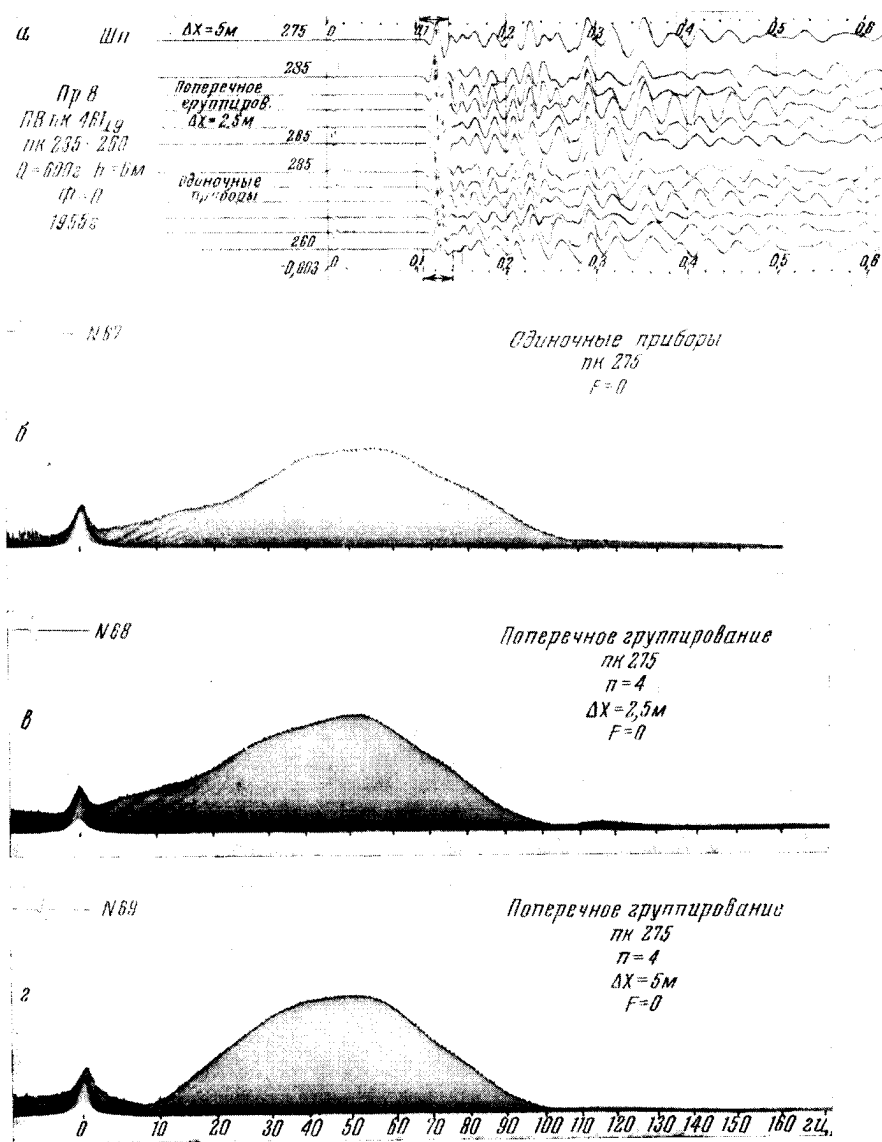
Таблица 3

Регистрация на пк 115	Преобладающая частота, гц		$A_{\text{II}}/A_{\text{I}}$
	основного максимума	побочного максимума	
Одиночный прибор	29,5	54	0,84
Группа приборов ($\Delta x = 2,5 \text{ м}$)	29,5	53,5	0,82
Группа приборов ($\Delta x = 5 \text{ м}$)	29,5	53	0,745

Итак, при продольном группировании искажения спектра полезной волны незначительны и выражаются главным образом в относительно большем ослаблении высокочастотных составляющих волн; преобладающая частота спектра практически не изменяется. Однако, в отдельных случаях наблюдаются более заметные изменения спектра полезной волны, чем в приведенных примерах.

Далее остановимся на некоторых примерах, касающихся изменений спектра полезных волн при поперечном и площадном группировании.

Изменение спектров полезных волн при поперечном группировании. На анализогаммах (фиг. 9б, в, г) представлены спектры одной и той же волны, зарегистрированной в первых вступлениях (t от 0,1 до 0,132 сек) на пикете 275 (фиг. 9а), но в одном случае (фиг. 9б) — это спектр колебаний, зарегистрированных одиночным прибором, в других двух случаях — это спектры волны на выходе поперечных групп приборов ($n = 4$) с расстояниями между приборами в группе $\Delta x = 2,5 \text{ м}$ и $\Delta x = 5 \text{ м}$. Среди изменений спектра волны при поперечном группировании в данном примере следует отметить небольшое ослабление высокочастотных компонент и усиление более низкочастотных компонент, а также уменьшение абсолютной ширины спектра (см. фиг. 9 и табл. 4). Некоторое общее увеличение амплитуд спектральных составляющих при группировании находится в соответствии с увеличением интенсивности записи при группировании на сейсмограмме (см. фиг. 9а).



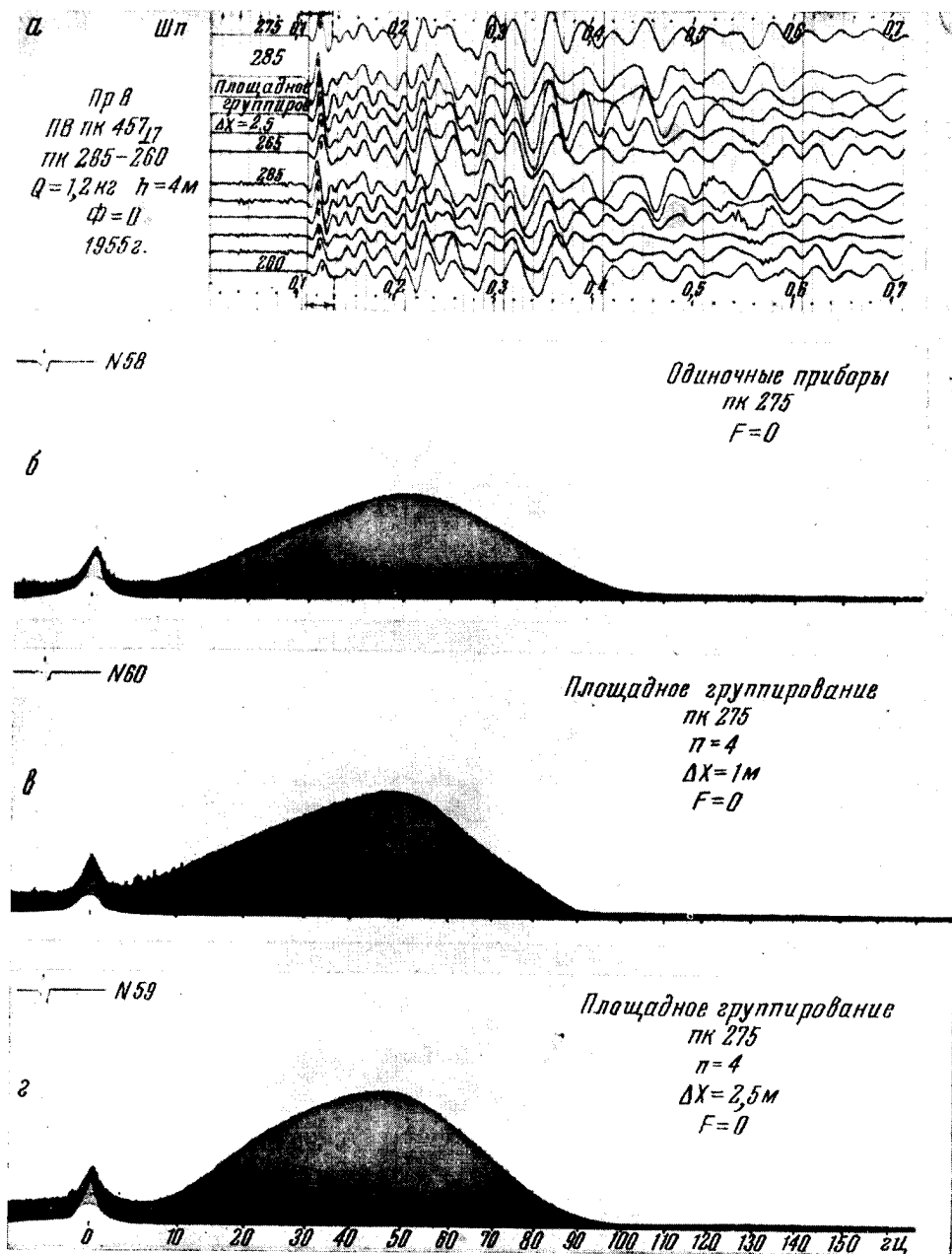
Фиг. 9. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции ЧА (а), и анализогаммы волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одиночным сейсмографом (б) и группами сейсмографов (поперечное группирование) при $\Delta x = 2,5$ м и $\Delta x = 5$ м (в и г).

Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

Таблица 4

Регистрация на ПК 275	Преобладающая частота, гц	Абсолютная ширина спектра*, гц
Одиночный прибор	55	44
Группа приборов ($\Delta x = 2,5$ м) . .	51	43
Группа приборов ($\Delta x = 5$ м) . . .	51	39

* Абсолютная ширина спектра берется на уровне 0,7 от $A_{\text{макс}}$.



Фиг. 10. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции ЧА (а), и анализогаммы волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одиночным сейсмографом (б) и группами сейсмографов (площадное группирование) при $\Delta x = 1,5 \text{ м}$ и $\Delta x = 2,5 \text{ м}$ (в и г).

Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

Данный пример показывает, что и при поперечном группировании возможны изменения спектра полезных волн, хотя эти изменения в большинстве случаев практически незначительны.

Изменение спектров полезных волн при площадном группировании. При площадном группировании спектры волн, частотные компоненты которых соответствуют области основного максимума частотной характеристики группы, обычно искажаются незначительно. Как и при продольном группировании, изменения спектра при площадном группировании заключаются, в основном, в том, что спектр волн обогащается низкочастотными составляющими: максимум спектра смещается в сторону низких частот; увеличивается отношение амплитуд низкочастотных и высокочастотных составляющих спектра волны; уменьшается ширина спектра. Для примера на фиг. 10б, в, г приведены анализограммы, соответствующие преломленной волне, зарегистрированной на сейсмограмме (фиг. 10а) на пикете 275 одиночным прибором (четвертая трасса снизу) и площадными группами приборов при расстояниях между приборами в группе $\Delta x = 1$ м (верхняя трасса) и $\Delta x = 2,5$ м (четвертая трасса сверху). Количественные данные об изменении спектра волны при группировании для этого случая приведены в табл. 5.

Таблица 5

Регистрация на пк 275	Преобладающая частота, гц	Абсолютная ширина спектра*, гц
Одиночный прибор	51,5	40,5
Группа приборов ($\Delta x = 1$ м) . . .	48	38
Группа приборов ($\Delta x = 2,5$ м) . .	46	39

* Абсолютная ширина берется на уровне 0,7 от $A_{\text{макс}}$.

Они показывают, что в данном примере спектр волны при площадном группировании изменился: максимум спектра сместился в сторону низких частот, уменьшилась ширина спектра.

В общем, на основании изучения экспериментальных данных, согласующихся с результатами теоретического рассмотрения (см. § 2), можно отметить следующее: искажения за счет группирования спектров полезных волн (частотные компоненты которых при данных значениях n и Δt соответствуют области основного максимума частотной характеристики группы) незначительны; они малы при всех видах группирования (продольном, поперечном, площадном).

§ 5. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ОБ ИЗМЕНЕНИИ СПЕКТРОВ ВОЛН-ПОМЕХ ЗА СЧЕТ ГРУППИРОВАНИЯ

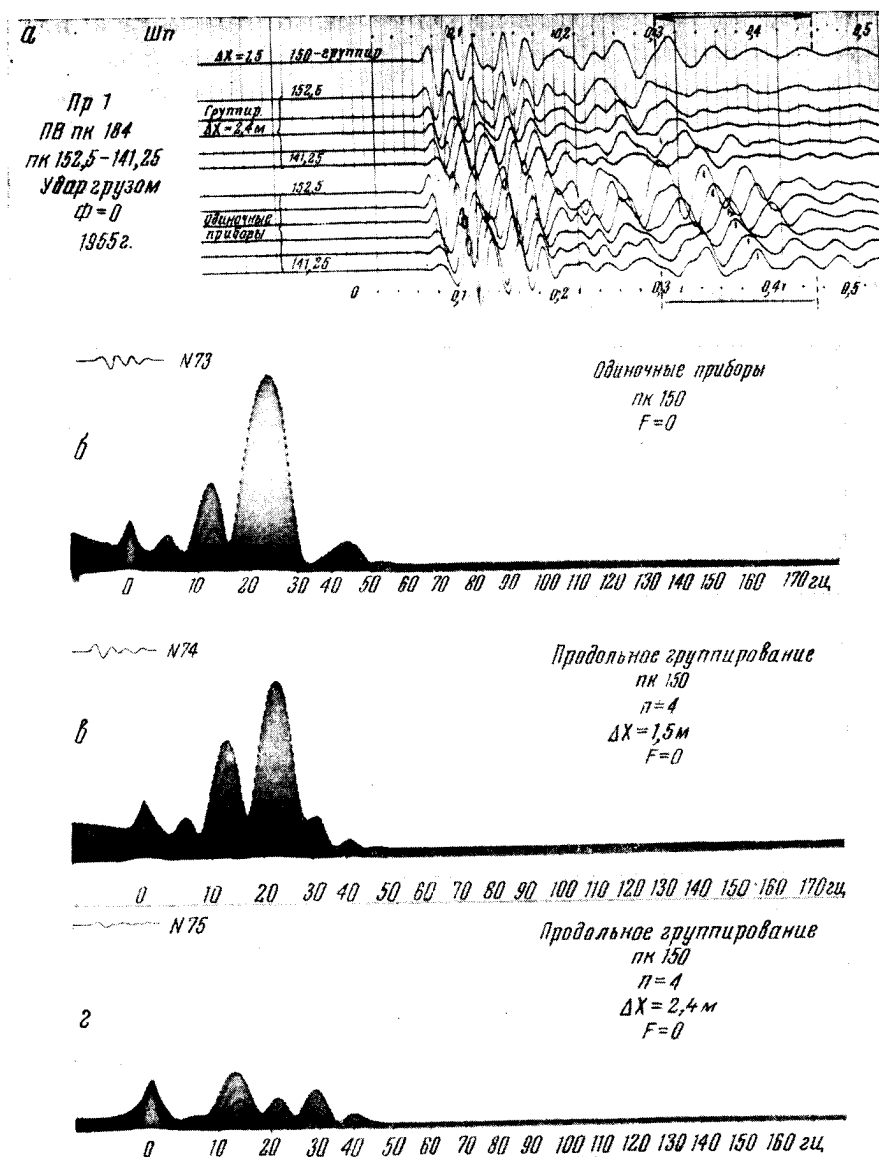
Регистрации полезных волн в сейсморазведке в большинстве случаев мешают разного рода волны-помехи, как регулярные, так и нерегулярные [2]. К регулярным помехам относятся поверхностные волны (волны

Рэлея, Лява), микросейсмы, имеющие довольно мощный источник. Волнами-помехами при регистрации отраженных волн нередко являются продольные или обменные преломленные волны, соответствующие границам раздела, залегающим на небольших глубинах [2, 15, 16]. К нерегулярным волнам-помехам относятся колебания, природа которых может быть разнообразной: действие ветра, дождя и др., помехи электрического происхождения [17, 18], отражения и преломления волн от малопротяженных границ раздела [2], диффузное рассеивание упругой энергии на многочисленных границах неоднородностей, особенно вблизи сейсмоприемника [2].

Группирование сейсмографов (взрывов) [2, 19] является одним из наиболее эффективных способов борьбы с помехами. Борьба с регулярными волнами-помехами базируется на направленном действии группирования [1—4]; различие в направлении подхода полезных волн и волн-помех позволяет соответствующим подбором параметров n и Δx группы добиваться существенного ослабления волн-помех при незначительном искажении полезных волн. В связи с этим нами отдельно рассматриваются искажения спектров полезных волн и регулярных волн-помех при группировании. Для подавления регулярных волн-помех применяют продольное группирование.

Ославление нерегулярных помех осуществляется благодаря статистическому эффекту группирования [20]. Для подавления нерегулярных волн-помех наряду с продольным группированием используют площадное и поперечное группирование. Ниже на примере поверхностных волн Лява будут рассмотрены изменения спектра регулярных волн-помех при группировании, а также будут приведены примеры, характеризующие искажения за счет группирования спектров нерегулярных волн-помех.

Изменение спектра волны Лява при продольном группировании. В Подмосковской экспедиции Института физики Земли АН СССР в 1955 г. проводились опыты по изучению поверхностных волн Лява [21], которые уверенно регистрировались горизонтальными приборами (y) при возбуждении колебаний как горизонтальными ударами (Y), так и вертикальными ударами (Z) на поверхности земли или в небольших углублениях. В настоящем рассмотрении мы будем иметь в виду только вертикальные удары, которые осуществляли грузом весом в 100 кг, падающим с высоты 6 м, а также ударами кувалды по колу. На фиг. 11а представлена сейсмограмма с записями одиночных приборов (нижние шесть трасс) и групп приборов при расстояниях между приборами в группе $\Delta x = 1,5$ м и $\Delta x = 2,4$ м. Записи всех трех типов получены на пк 150. При расстоянии $\Delta x = 1,5$ м и $n = 4$ значение частоты $f_{\text{имп}}^*$ регистрируемой волны Лява соответствует границе области основного максимума частотной характеристики группы. Расстояние же $\Delta x = 2,4$ м подобрано на основании теории группирования для стационарных гармонических колебаний [1—4] с целью подавления этой волны. Спектры колебаний, соответствующих волне Лява (пк 150), представлены на фиг. 11б, в, г.



Фиг. 11. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции ЧА (а), и анализогаммы волны, зарегистрированной на этой сейсмограмме одиночным прибором (б) и группами сейсмографов (продольное группирование) при $\Delta x = 1,5$ м и $\Delta x = 2,4$ м (в и г).

Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

Из сравнения спектров этой волны, зарегистрированной одиночными приборами и группами приборов при $\Delta x = 1,5$ м (см. фиг. 11б, в), наглядно видны отмечавшиеся и в предыдущих примерах закономерности искажений спектров волн при группировании: а) амплитуда спектральных составляющих колебаний при группировании уменьшается, что нахо-

дится в соответствии с уменьшением интенсивности колебаний; при этом следует подчеркнуть, что в отличие от ранее приведенных примеров здесь при $\Delta x = 1,5$ м (и особенно при $\Delta x = 2,4$ м) отмечается значительное уменьшение амплитуды волны; б) уменьшается ширина основного максимума спектра; в) высокочастотные составляющие волн при группировании подавляются в большей степени, чем низкочастотные. В связи с этим понижается преобладающая частота спектра, а также уменьшается отношение амплитуд высокочастотных и низкочастотных составляющих спектра (табл. 6); изменяется форма спектра.

Таблица 6

Регистрация на пк 150	Преобладающие частоты максимумов, гц				Отношения максимальных составляющих амплитуд			Абсолютная ширина максимумов*, гц	
	основного	побочных			$\frac{A_I}{A_{II}}$	$\frac{A_I}{A_{III}}$	$\frac{A_I}{A_{IV}}$	основного	побочного
		I	II	III	IV				
Одиночный прибор . .	23	12	—	45	2,23	—	6,52	8	5
Группа приборов ($\Delta x = 1,5$ м)	22,5	12,5	31	41	1,487	3,87	8,89	6,5	5
Группа приборов ($\Delta x = 2,4$ м)	21	12,5	29	40	0,53	0,83	2,09	—	—

* Абсолютные ширины берутся на уровне 0,7 от A_{\max} .

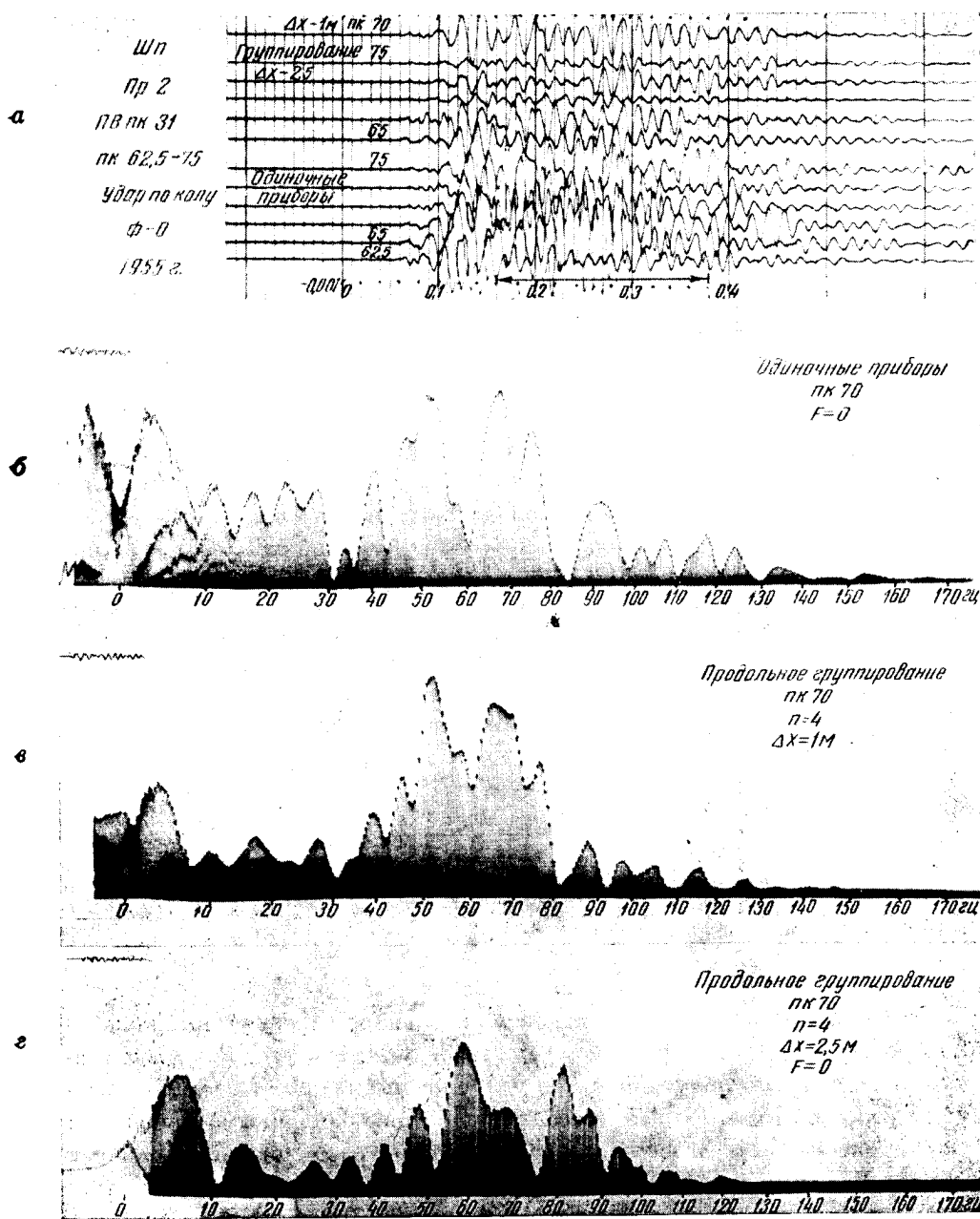
При расстоянии Δx между приборами в группе, равном 2,4 м, основной максимум спектра ($f = 23$ гц) почти полностью подавляется (фиг. 11г).

Преобладающей частотой спектра становится частота побочного максимума ($f = 12$ гц). Форма спектра совершенно изменяется.

Таким образом, подбор расстояний Δx с целью ослабления регулярной волны-помехи приводит почти к полному подавлению некоторых участков спектра, в то время как другие участки спектра ослабляются в меньшей степени. Благодаря этому спектры волн-помех при группировании существенно изменяются.

Изменение спектра нерегулярных волн-помех при группировании. Регистрировались интенсивные нерегулярные колебания в месте выхода на поверхность земли мощной толщи песков при возбуждении колебаний ударом по колу. Для таких колебаний, зарегистрированных как одиночными приборами, так и группами приборов ($n=4$) при различных схемах группирования и при разных расстояниях Δx между приборами в группе, были определены спектры, на сопоставлении которых коротко остановимся.

На фиг. 12а представлена сейсмограмма, на нижних шести трассах которой колебания зарегистрированы одиночными приборами, на верхней трассе — группами приборов (продольное группирование) при расстоянии между приборами в группе $\Delta x = 1$ м, на остальных трассах — группами приборов (продольное группирование) при $\Delta x = 2,5$ м. Спектры, приведенные на фиг. 12б, в, г, получены для колебаний, зарегистриро-



Фиг. 12. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции ЧА (а), и анализогаммы колебаний, зарегистрированных на этой сейсмограмме одиночным сейсмографом (б) и группами приборов (продольное группирование) при $\Delta x = 1$ м и $\Delta x = 2,5$ м (в и г).

Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

ванных одиночным прибором и группами приборов при $\Delta x = 1$ м и при $\Delta x = 2,5$ м на пикете 70 в интервале времен прихода t от 0,16 до 0,38 сек (см. фиг. 12а). В пределах указанного интервала на сейсмограмме записаны интенсивные нерегулярные колебания. Следует также заметить, что при значениях $t \approx 0,25$ сек на фоне беспорядочных колебаний, по-видимому, регистрируется регулярная волна. Наличие этой волны, конечно, скажется на характере спектров; однако на рассматриваемом нами изменении спектров нерегулярных колебаний за счет группирования оно, если и скажется, то не существенно, так как спектр регулярной полезной волны при группировании изменяется незначительно (см. § 2 и 4).

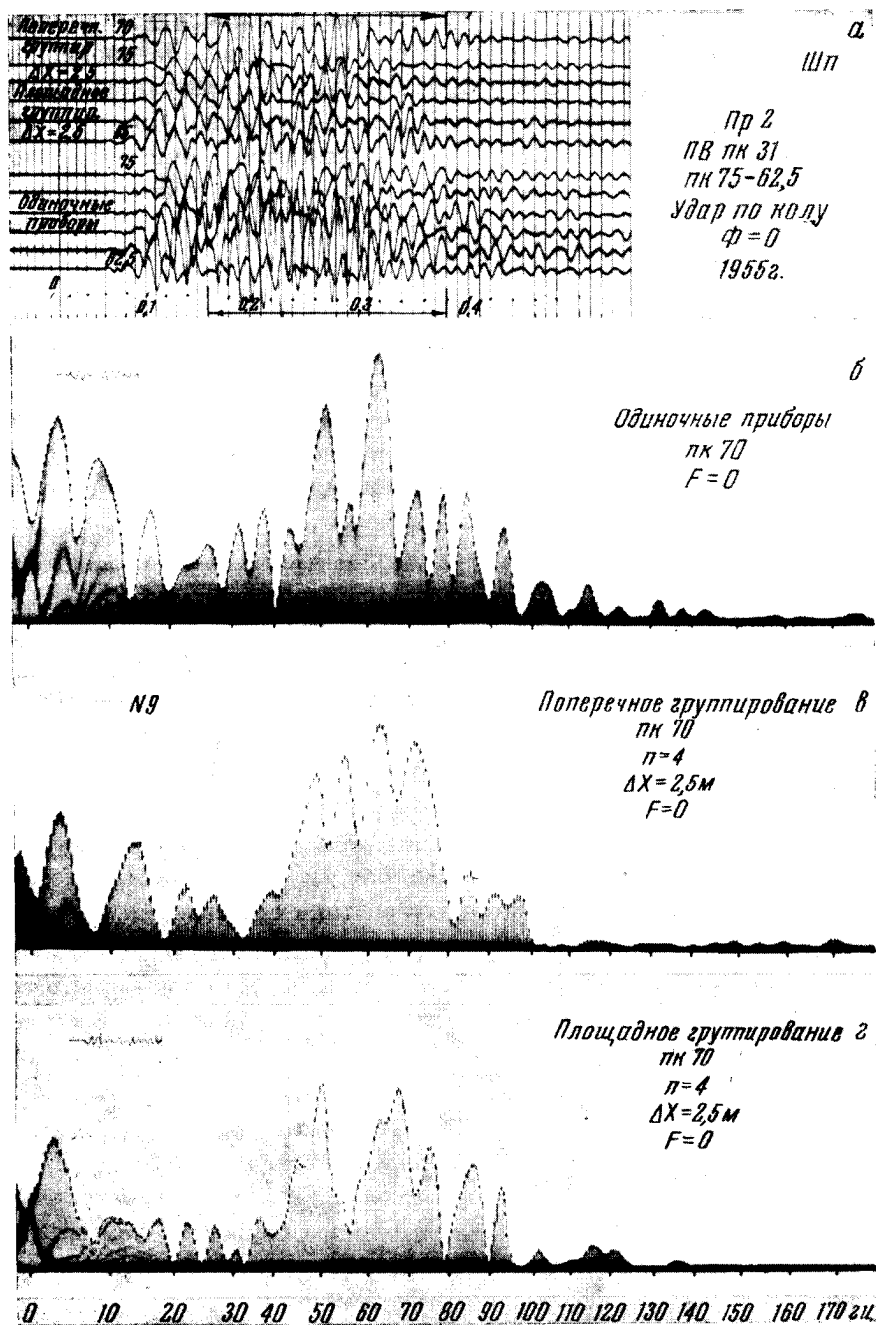
На основании сопоставления приведенных спектров нерегулярных колебаний (фиг. 12б, в, г) можно отметить, что при группировании они изменяются. Выражается это прежде всего в значительном ослаблении высокочастотных ($f > 90$ гц) и некоторых низкочастотных компонент. Кроме того изменяются преобладающие частоты спектра (см. табл. 7). Следует заметить, что увеличение преобладающих частот спектра случайных колебаний при расстоянии между приборами в группе $\Delta x = 2,5$ м не является какой-то закономерностью. В других случаях отмечалось понижение преобладающих частот. Определенных закономерностей в изменениях спектра нерегулярных колебаний при группировании не отмечается.

Таблица 7

Регистрация на пк 70	Преобладающие частоты основных максимумов, гц	
	I	II
Одиночный прибор	51	68
Группа приборов ($\Delta x = 1$ м) . . .	51	65
Группа приборов ($\Delta x = 2,5$ м) . .	58	81

Другой пример относится к искажению спектра нерегулярных колебаний при площадном и поперечном группировании. На фиг. 13а представлена сейсмограмма, полученная при ударе на том же пикете, что и предыдущая сейсмограмма. На ней колебания записаны одиночными приборами (нижние шесть трасс) и группами сейсмографов, расположенных поперек профиля (верхняя трасса) и по площади (остальные трассы), при расстоянии между приборами в группе $\Delta x = 2,5$ м. Для записей трех перечисленных выше типов, полученных на пикете 70, определены спектры нерегулярных колебаний, зарегистрированных в интервале времен t от 0,16 до 0,38 сек (см. фиг. 13). Сравнивая эти спектры, можно отметить¹, что и при

¹ В данном примере при площадном группировании нерегулярные помехи подавлены в большей степени, чем при поперечном. Однако это не всегда бывает так. В ряде случаев при поперечном и при продольном группировании нерегулярные колебания ослабляются сильнее, чем при площадном группировании.



Фиг. 13. Сейсмограмма, полученная на широкополосной аппаратуре станции ЧА (а), и анализогаммы колебаний, зарегистрированных на этой сейсмограмме одиночным прибором (б) и группами сейсмографов (поперечное и площадное группирование) при $\Delta x = 2,5$ м (в и г).

Стрелками отмечен интервал записи, для которой определялся спектр.

поперечном, при площадном группировании ослабляются отдельные частотные составляющие и подчеркиваются другие. Закономерностей же в изменениях спектров нерегулярных колебаний в результате рассмотрения этих и других анализогамм также не обнаружено. Правда, следует отметить, что в целом всегда наблюдается ослабление амплитуды частотных составляющих спектра, но ослабление происходит таким образом, что одни частотные компоненты нерегулярных колебаний ослабляются в большей степени, другие — в меньшей.

ВЫВОДЫ

На основании рассмотрения спектров импульсных колебаний на выходе группы, определенных как теоретически (при помощи интеграла Фурье), так и экспериментально (при помощи станции частотного анализа) можно сделать следующие выводы:

1) При группировании сейсмографов спектры волн искажаются: изменяются амплитуда и форма спектра. Амплитуда спектральных составляющих волны при группировании уменьшается как вследствие направленного действия группирования, так и вследствие статистического эффекта группирования, причем одни частотные составляющие спектра уменьшаются в большей степени, другие — в меньшей. Неравномерное ослабление различных частотных компонент спектра при группировании приводит к изменению формы спектра.

2) Изменения спектров волн незначительны в тех случаях, когда частота $f_{\text{имп}}^*$ этих волн (при заданных параметрах n и $\Delta\tau$) соответствует области основного максимума частотной характеристики группы.

Искажения спектров волн на выходе группы существенно возрастают, если значения параметров $\Delta\tau$ и n будут такими, при которых частота $f_{\text{имп}}^*$ регистрируемых волн не соответствует области основного максимума указанной характеристики.

3) Изменения за счет группирования спектра полезных регулярных волн, частота $f_{\text{имп}}^*$ которых (при заданных параметрах $\Delta\tau$ и n) соответствует области основного максимума частотной характеристики группы, незначительны и заключаются в том, что высокочастотные составляющие спектра регулярных волн ослабляются в большей степени, чем низкочастотные. В связи с этим преобладающие частоты спектров полезных волн понижаются, и несколько изменяется форма спектра.

4) Изменения за счет группирования спектров регулярных волн-помех, когда расстояние Δx между приборами в группе подобрано для подавления этих волн, выражаются в том, что отдельные участки спектра почти полностью подавляются, в то время как другие участки спектра ослабляются в меньшей степени; в результате этого форма спектра существенно изменяется.

5) В изменениях спектров нерегулярных колебаний за счет группирования сейсмографов нет определенных закономерностей: одни частотные компоненты колебаний ослабляются в большей степени, другие — в меньшей; форма спектров значительно меняется.

6) При выборе методики изучения спектров колебаний на выходе группы сейсмографов целесообразно эксперименту отдать предпочтение перед расчетами, так как станция частотного анализа позволяет быстро получать спектры колебаний любой формы; расчеты же спектров колебаний при помощи интеграла Фурье сопряжены с большими трудностями вычислительного характера.

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. А. Гамбурцев. Сейсмические методы разведки. Ч. II. М.—Л., ОНТИ, 1938.
2. А. А. Цветасев. Методы группирования в сейсморазведке. М.—Л., Гостоптехиздат, 1953.
3. В. С. Воюцкий. Направленный прием отраженных волн. В сб.: «Сейсмическая разведка», М., ГОНТИ, 1938.
4. В. С. Воюцкий. О группировании сейсмографов. Прикл. геофиз., вып. 14, Гостоптехиздат, 1956.
5. В. С. Исаев. К теории направленного действия группирования сейсмографов в случае импульсных колебаний. I. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1958, № 6.
6. M. Mott-Smith. Adverse affects associated with variably compounded seismograph records. Geophysics, v. 12, N 3, 1937.
7. В. С. Исаев. К теории направленного действия группирования сейсмографов в случае импульсных колебаний. II. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1958, № 8.
8. Н. П. Пузырев. О фазовых искажениях и амплитудных характеристиках при группировании сейсмографов на больших базах. Прикл. геофиз., вып. 17, Гостоптехиздат, 1957.
9. Л. А. Рябинкин. Основы разрешающей способности регулируемого направленного приема (РНП) сейсмических волн. Прикл. геофиз., вып. 16, Гостоптехиздат, 1957.
10. В. С. Исаев. О зависимости преобладающей частоты спектра импульсного колебания от числа видимых периодов импульса. Наст. сборник.
11. А. А. Харкевич. Неустановившиеся волновые явления. М.—Л., ГИТТЛ, 1950.
12. Н. П. Косминская. Амплитудные кривые и годографы фаз сейсмических волн, вызванных точечным источником расширения в однородном идеально упругом безграничном пространстве. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1952, № 6.
13. А. А. Харкевич. Спектры и анализ. М., ГИТТЛ, 1953.
14. Л. Л. Худзинский, А. Я. Меламуд. Станция частотного анализа сейсмических колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 9.
15. Н. С. Берзон, Г. П. Нарийская, С. П. Стародубровская. О регистрации высокочастотных отраженных волн на Русской платформе. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 6.
16. Н. С. Берзон, Л. П. Ратникова. О природе некоторых волн, мешающих регистрации отражений на Русской платформе. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 6.
17. Г. А. Гамбурцев. О корреляционном методе регистрации преломленных волн. Изв. АН СССР, серия геогр. и геофиз., 1942, т. 6, № 1—2.
18. Труды Ин-та физики Земли, № 6

18. П. С. Вейцман. О подборе расстояний между сейсмографами при группировании с целью уменьшения фона помех. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1952, № 6.
 19. А. А. Цветаев. Применение групповых зарядов при сейсмической разведке со взрывами в воздухе. Прикл. геофиз., вып. 5, Гостоптехиздат, 1948.
 20. P. W. Klipsch. Some aspects of multiple recording in seismic prospecting. Geophysics, v. 1, N 3, 1936.
 21. Л. И. Ратникова. Поверхностные волны, зарегистрированные вблизи источника колебаний. Наст. сборник.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
1959 г. Т Р У Д Ы И Н С Т И Т У Т А Ф И З И К И З Е М Л И № 6 (173)

И. С. Берзон

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ СПЕКТРА
КОЭФФИЦИЕНТА ОТРАЖЕНИЯ ПРОДОЛЬНЫХ ВОЛН
ОТ ТОНКОГО СЛОЯ**

Предложен способ определения спектра коэффициента отражения продольных волн от тонкого слоя по спектрам волн, соответствующих тонкому слою и нижележащему мощному слою. Приведены результаты определения спектров по экспериментальным данным и их сопоставление с теоретическими расчетами.

Известно, что коэффициент отражения волн различных типов (световых, звуковых, сейсмических) от тонкого слоя является функцией частоты. В оптике и акустике изучению этого вопроса посвящено большое число теоретических и экспериментальных работ. В сейсмике зависимости от частоты коэффициента отражения волн от тонкого слоя, или спектры коэффициента отражения пока изучались только теоретически [1—3]. В указанных работах рассмотрены следующие простейшие случаи: 1) когда поперечные волны в твердой среде не могут возникнуть (случай нормального падения волны на поверхность слоя) и 2) когда делается допущение, что они не возникают и при произвольном угле падения волны на слой, т. е. задача сводится к акустической.

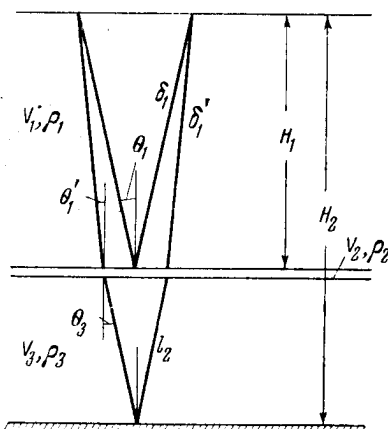
Для случая падения продольной волны под произвольным углом на поверхность твердого слоя, расположенного в твердой среде, когда возникают как продольные, так и различные обменные волны, теоретическое рассмотрение задачи о спектрах волн пока не дано. Экспериментальное определение спектров коэффициентов отражения волн от слоев различной мощности, в том числе и от тонких, до настоящего времени не проводилось, и методы их определения еще не разработаны.

За последние годы в сейсмической разведке созданы аппаратура и методика частотного анализа сейсмических волн (см. например, [4—7]), позволяющие определять спектры различных волн, зарегистрированных на поверхности Земли. Спектры отраженных волн, определенные таким путем, зависят как от спектра коэффициента отражения волны, так и от спектра взрыва, спектра поглощения в среде, в которой распространяется

волна, от частотной характеристики установки сейсмографа и частотной характеристики регистрирующей аппаратуры (см. например, [8]). Поэтому по особенностям спектра зарегистрированной отраженной волны, соответствующей тонкому слою, непосредственно нельзя судить об особенностях спектра коэффициента отражения волн от слоя. Однако, пользуясь данными частотного анализа волн, можно предложить различные варианты методов экспериментального определения коэффициентов отражения от тонкого слоя, основанные на совместной интерпретации спектров двух волн, зарегистрированных при одном общем взрыве. В настоящей работе изложен один из возможных методов определения спектра $r = r(f)$ коэффициента отражения от тонкого слоя, основанный на совместной интерпретации спектров отраженных волн, соответствующих тонкому слою и нижележащему мощному слою. Рассмотрение проведено для акустического случая, а затем указано в каких пределах можно пользоваться данным методом в случае твердых упругих сред.

§ 1. МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ СПЕКТРОВ КОЭФФИЦИЕНТА ОТРАЖЕНИЯ ОТ ТОНКОГО СЛОЯ

Отношение спектров волн, соответствующих тонкому и нижележащему мощному слою. Пусть в рассматриваемой среде на глубине H_1 залегает



Фиг. 1. Схема строения среды и траектории лучей сейсмических волн, отраженных от тонкого и от мощного слоев.

и определены их частотные спектры. Спектр смещений для волны, отраженной от тонкого слоя и зарегистрированной на поверхности наблюдений, можно представить в виде

тонкий отражающий слой со скоростью распространения продольных волн V_2 и плотностью ρ_2 (фиг. 1); однородная среда, расположенная над тонким слоем, характеризуется параметрами V_1 и ρ_1 , а однородная среда, залегающая ниже тонкого слоя — параметрами V_3 и ρ_3 . Скорость в тонком слое больше, чем в окружающих средах. На глубине $H_2 > H_1$ залегает мощный отражающий слой, поверхность которого можно рассматривать как границу полупространства.

Допустим, что при одном и том же взрыве в одной и той же точке профиля, при одной и той же установке сейсмографа зарегистрированы отраженные волны, соответствующие обоим слоям,

$$\varphi_1(f) = \frac{Q_1(f) r_{12}(f) e^{-2\delta_1 \alpha(f)}}{2\delta_1}, \quad (1)$$

где $Q_1(f)$ — спектр взрыва, $r_{12}(f)$ — коэффициент отражения от тонкого слоя при падении волны из среды со скоростью V_1 под углом θ_1 , δ_1 — длина пути волны от источника до отражающей границы, α_1 — амплитудный коэффициент поглощения волны в покрывающей среде, являющийся функцией частоты.

Рассмотрим выражение для спектра $\varphi_2(f)$ смещений волны, прошедшей через тонкий слой и отразившейся от нижележащей границы раздела полупространства. В акустическом случае, когда жидкий слой залегает в жидкой среде, можно воспользоваться известной формулой для отношения ϕ потенциалов скоростей проходящей и падающей волн [9]:

$$\phi = \sqrt{\frac{\operatorname{ctg} \theta'_1 \frac{\rho_1}{\rho_3} (1 - r_{12}'^2)}{\operatorname{ctg} \theta_3}} \quad (2)$$

где θ'_1 и θ_3 — соответственно углы, под которыми волна падает из среды со скоростью V_1 на тонкий слой и выходит в нижележащую среду со скоростью V_3 ; углы θ'_1 и θ_3 связаны между собой зависимостью $\frac{\sin \theta'_1}{\sin \theta_3} = \frac{V_1}{V_3}$; r_{12}' — коэффициент отражения волны от тонкого слоя при угле падения на границу слоя, равном θ'_1 .

Пользуясь соотношением между потенциалами скоростей и смещениями, можно записать выражение для отношения $\varepsilon = \frac{\varphi_{\text{пр}}}{\varphi_{\text{пад}}}$ смещений в третьей и первой средах в следующем виде:

$$\varepsilon = \frac{V_1}{V_3} \sqrt{\frac{\operatorname{ctg} \theta'_1 \frac{\rho_1}{\rho_3} (1 - r_{12}'^2)}{\operatorname{ctg} \theta_3}} \quad (3)$$

Спектр волны, падающей на тонкий слой, имеет вид

$$\varphi_{\text{пад}} = \frac{Q_1(f)}{\delta_1'} e^{-\delta_1' \alpha_1},$$

где δ_1' — длина пути от источника до тонкого слоя.

Из этого выражения и формулы (3) следует, что спектр $\varphi_{\text{пр}}$ волны, прошедшей через тонкий слой, вблизи этого слоя имеет вид

$$\varphi_{\text{пр}} = \frac{Q_1(f)}{\delta_1'} \frac{V_1}{V_3} \sqrt{\frac{\operatorname{ctg} \theta'_1 \frac{\rho_1}{\rho_3} (1 - r_{12}'^2)}{\operatorname{ctg} \theta_3}} e^{-\delta_1' \alpha_1} \quad (4)$$

Основываясь на выражении (4), можно представить спектр φ_2' волны, прошедшей через тонкий слой и отразившейся от границы мощного слоя, вблизи этой границы в виде

$$\varphi_2' = \frac{Q_1(f) V_1}{\delta_2 V_3} r_n \sqrt{\frac{\operatorname{ctg} \theta'_1 \frac{\rho_1}{\rho_3} (1 - r_{12}'^2)}{\operatorname{ctg} \theta_3}} e^{-(\delta_1' \alpha_1 + L \alpha_2)} \quad (5)$$

где r_n — коэффициент отражения от границы нижележащего слоя, по условию не зависящий от частоты; δ_2 — функция расхождения, зависящая

от длины δ'_1 пути волны в первой среде от источника до тонкого слоя и от длины l_2 пути во второй среде от тонкого слоя до границы мощного слоя; α_2 — амплитудный коэффициент поглощения в среде между обоими отражающими слоями, являющийся функцией частоты.

Волна, отраженная от границы мощного слоя, на пути к поверхности наблюдений снова проходит через тонкий слой. Используя соотношение (3) для нахождения связи между смещениями для волны, падающей на тонкий слой из среды со скоростью V_2 , и для волны, проходящей в среду со скоростью V_1 , можно представить спектр φ_2 волны, достигшей поверхности наблюдений в виде

$$\begin{aligned}\varphi_2 &= \frac{Q_1(f)}{2\delta_2} r_n \sqrt{\frac{\operatorname{ctg} \theta'_1 \rho_1}{\operatorname{ctg} \theta_3 \rho_3} (1 - r_{12}^2)} \sqrt{\frac{\operatorname{ctg} \theta_3 \rho_3}{\operatorname{ctg} \theta'_1 \rho_1} (1 - r_{32}^2)} e^{-2(\delta'_1 \alpha_1 + l_2 \alpha_2)} = \\ &= \frac{Q_1(f)}{2\delta_2} r_n \sqrt{(1 - r_{12}^2)(1 - r_{32}^2)} e^{-2(\delta'_1 \alpha_1 + l_2 \alpha_2)},\end{aligned}\quad (6)$$

где $r_{32} = r_{32}(f)$ — коэффициент отражения от тонкого слоя при подходе волны к тонкому слою из среды со скоростью V_3 под углом θ_3 . Из рассмотрения формул для коэффициента отражения от тонкого слоя в акустическом случае (см. [10]) можно показать, что $r'_{12}|_{\theta'_1} = r_{32}|_{\theta_3}$.

В этом случае (6) можно представить в виде

$$\varphi_2 = \frac{Q_1(f) [1 - r_{12}^2(f)] r_n}{2\delta_2} e^{-2(\delta'_1 \alpha_1 + l_2 \alpha_2)}.\quad (7)$$

Формула (7) справедлива также и в случае твердых сред при нормальном падении волны на границы обоих отражающих слоев. В этом случае $r'_{12} = r_{12} = r$, $\delta'_1 = \delta$ и $\delta_2 = \delta_1 + l_2 \frac{V_3}{V_1}$; при этих условиях отношение спектров волн φ_1 и φ_2 , как следует из формул (1) и (7), примет вид

$$\frac{\varphi_1}{\varphi_2} = \frac{r(f)}{1 - r^2(f)} \frac{e^{2l_2 \alpha_1(f)}}{r_n} \frac{\delta_2}{\delta_1}.\quad (8)$$

Формула (8) может быть также использована в качестве приближенной в случае твердых сред при углах падения волн на границы слоев, близких к нормальному ($\theta_1 \leq 15^\circ$), когда амплитуды обменных (продольно-поперечных) волн малы. В этом случае приведенные выше соотношения для величин r_{12} , δ_1 и δ_2 приближенно выполняются.

В случае твердых сред в выражения для спектров φ_1 и φ_2 следует ввести коэффициенты $B(\theta)$, учитывающие отражение волны от свободной поверхности. Если спектры определены по записям вертикальных составляющих смещения, то для перехода к отношению спектров смещения следует учесть различия в углах выхода обеих волн и умножить отношение вертикальных составляющих смещения на коэффициент $\frac{B(\theta'_1) \cos \theta'_1}{B(\theta_1) \cos \theta_1}$, где θ_1 и θ'_1 — углы с вертикалью, образуемые лучами волн, соответствующих тонкому слою и полупространству; а $B(\theta)$ — член, учитывающий влияние

свободной поверхности. Однако, при небольших различиях в углах θ и θ_1 коэффициенты $B(\theta) \cos \theta$ для обеих волн близки и при нахождении отношения спектров практически исключаются. Поэтому эту поправку можно не вносить, тем более, что ошибки, обусловленные другими причинами, как показано в § 4, могут играть значительно большую роль.

О возможности использования формулы (8) для определения спектра коэффициента отражения $r(f)$ по наблюдаемым данным. Пусть по экспериментальным данным определены спектры φ_1 и φ_2 отраженных волн, соответствующих тонкому слою и нижележащему мощному слою. Как видно из выражения (8), при нахождении отношения спектров двух волн исключается влияние спектра взрыва $Q_1(f)$, поскольку по условию спектры обеих волн получены при одном и том же взрыве. Одновременно исключается влияние поглощения в среде, покрывающей тонкий слой. В результате, отношение φ_1/φ_2 зависит только от коэффициентов отражения $r(f)$ и r_n , от коэффициента поглощения $\alpha_2 = \alpha_2(f)$ в среде между отражающими границами и от глубин залегания отражающих слоев.

Величину r_n можно определить, зная отношение акустических жесткостей на границе нижележащего мощного слоя. Величины δ_1 и δ_2 можно вычислить, предварительно определив глубины отражающих границ. Сложнее обстоит вопрос с определением зависимости $\alpha_2(f)$. Некоторое представление о порядке величин α_2 и их зависимости от частоты может быть получено на основании интерпретации амплитудных графиков для преломленных волн. Если определения α_2 не проводились, необходимо задаться возможными для данных условий значениями $\alpha_2(f)$. Определив по спектрам для каждой заданной частоты f_i величину

$$\frac{\varphi_1(f_i)}{\varphi_2(f_i)} = a_i, \quad (9)$$

вычислив не зависящую от частоты величину

$$\frac{\delta_2}{\delta_1 r_n} = b,$$

и задавшись величиной

$$e^{2l_2\alpha_2} = c(f_i),$$

можно представить (8) в виде квадратного уравнения

$$a_i r_i^2 + b c_i r_i - a_i = 0. \quad (10)$$

Решая это уравнение относительно r_i , получим один корень, имеющий физический смысл

$$r_i = \frac{-bc_i + \sqrt{(bc_i)^2 + 4a_i^2}}{2a_i}. \quad (11)$$

Определяя для различных значений частоты f_i величины a_i и c_i , получаем спектр $r = r(f)$ коэффициента отражения. Отметим, что в ряде

случаев $bc \gg 2a$. В этих случаях

$$r_i \simeq \frac{a_i}{bc}. \quad (12)$$

Пользуясь выражением (12), можно представить r_i в виде

$$r_i \simeq \frac{a}{cp} r_n, \quad (13)$$

где $p = \delta_2/\delta_1$. Следовательно, в случае $bc \gg 2a$ определяемый коэффициент отражения r_i от тонкого слоя прямо пропорционален коэффициенту отражения r_n от границы мощного слоя. В данном случае результат тождественен с получаемым, если при рассмотрении волны, отраженной от нижележащей границы мощного слоя, не учитывается ее двукратное прохождение через вышележащий тонкий слой.

О внесении поправок в спектры φ_1 и φ_2 за неравномерность частотной характеристики аппаратуры. По условию для определения спектров волн φ_1 и φ_2 используется одна и та же аппаратура. Характеристика этой аппаратуры, снятая при постоянных смещениях, может отклоняться от прямой, параллельной оси частот. Для перехода к спектрам смещения в спектры φ_1 и φ_2 обеих волн нужно внести поправки за форму характеристики аппаратуры. Однако, в связи с тем, что оба спектра φ_1 и φ_2 определены при одной и той же характеристике аппаратуры, влияние последней исключается при нахождении отношения спектров обеих волн. Аналогичным образом исключается также и влияние характеристики установки сейсмографа, поскольку рассматриваемые волны зарегистрированы при одной и той же характеристике установки.

Следовательно, отпадает необходимость внесения поправок за частотную характеристику аппаратуры и за характеристику установки сейсмографа в отношение спектров φ_1/φ_2 и оно тождественно отношению спектров смещения обеих волн.

§ 2. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

В 1956 г. Институт физики Земли АН СССР проводил в Западной Украине изучение динамических характеристик сейсмических волн, отраженных от тонких слоев, в том числе и изучение их спектров. В районе работ на глубине $H = 1350$ м залегает практически горизонтально тонкий гипсо-ангидритовый слой, которому соответствует опорная отраженная волна t_a , прослеженная на большой площади [11, 12]. Над гипсо-ангидритовым слоем и непосредственно под ним залегают песчано-глинистые отложения со скоростями, соответственно равными 2500 и 3600 м/сек. Песчано-глинистые породы, подстилающие гипсо-ангидритовый слой, постепенно сменяются мергелями и пористыми известняками с пластовой скоростью, достигающей V_n , равной 5500 — 6000 м/сек. На глубине $H_2 = 1875 \div 1900$ м залегает поверхность монолитных известняков со скоростью 6300 м/сек, представляющих собой мощный слой, который при

дальнейших расчетах принимается за полупространство. Данной границе также соответствует опорная отраженная волна t_u , отделенная от волны t_a интервалом времени Δt , равным 0,20—0,25 сек. В интервале времен между волнами t_a и t_u на сейсмограммах нельзя выделить устойчивых отраженных волн, что свидетельствует об отсутствии выдержанных отражающих границ в толще, разделяющей две опорные границы. На фиг. 2 приведены примеры сейсмограмм, полученных на аппаратуре СВЧ-24, разработанной Н. С. Шипилиным, с широким набором частотных характеристик, перекрывающим диапазон средних и высоких частот (максимумы частотных характеристик аппаратуры изменяются от 33 до 190 гц).

При регистрации волны t_a в качестве оптимальной была выбрана фильтрация с $f_{\text{макс}} = 55$ гц и относительной шириной полосы пропускания 50%. Попытки перехода на регистрацию более высокочастотных компонент волны t_a не дали положительных результатов — преобладающая на записи частота волны t_a оставалась неизменной, в то время как частоты первых преломленных волн и частоты фона становились более высокими. Отношение амплитуд волны t_a и фона при этом значительно понижалось.

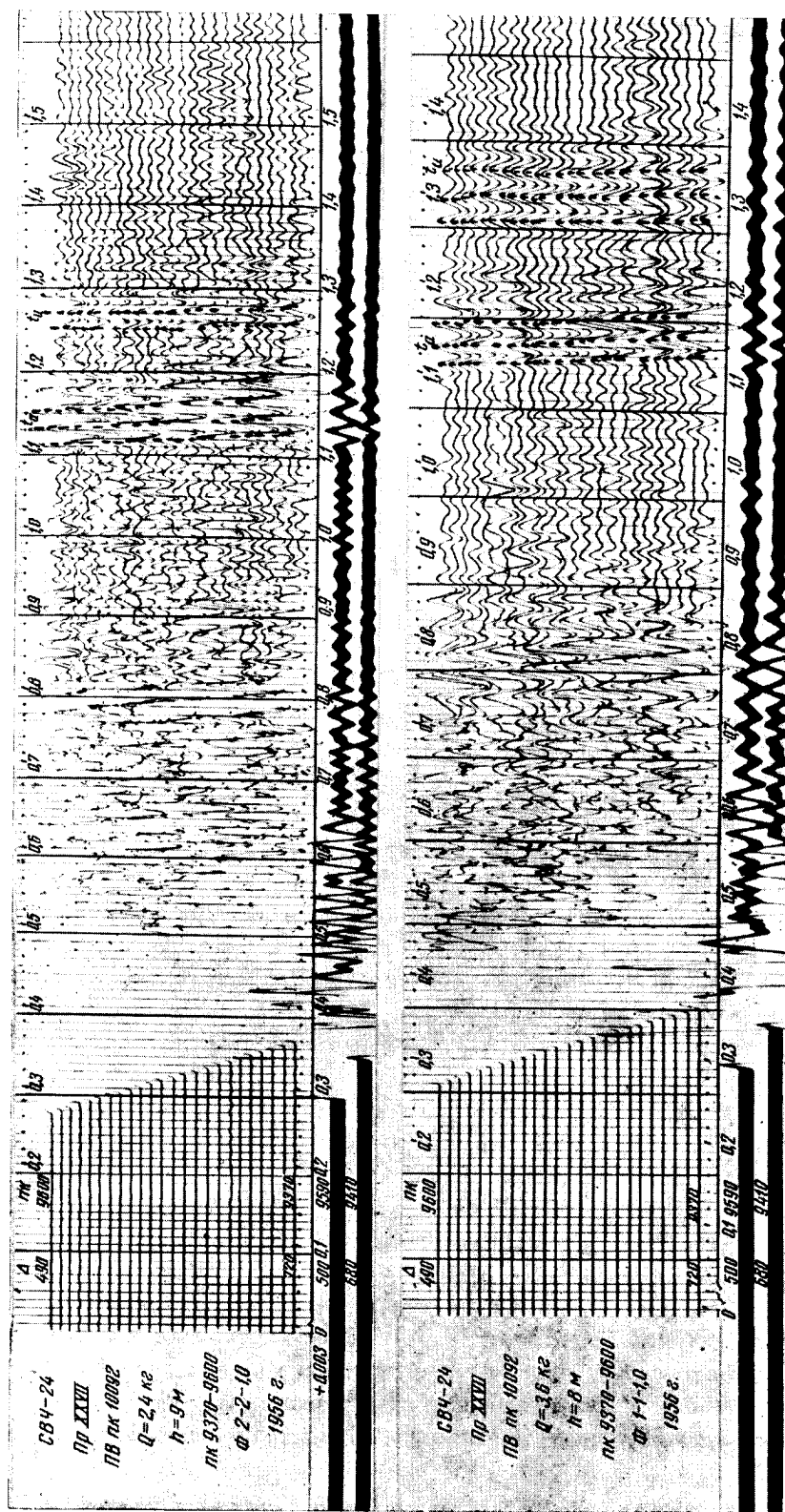
Для регистрации волны t_u оптимальной являлась более низкочастотная фильтрация 1—1—1 с $f_{\text{макс}} = 33$ гц. При переходе от более высокочастотной фильтрации 2—2—1 к фильтрации 1—1—1 отношение амплитуд волн t_a и t_u , как видно из сравнения записей фиг. 2а и 2б уменьшалось.

Для изучения спектральных особенностей волн t_a и t_u применялась аппаратура, описанная в статье [7].

Спектры волны t_a . Спектры волны t_a , определенные при расстояниях от пункта взрыва Δ равных 200—1100 м, имеют, в большинстве случаев, острорезонансную форму. В спектре, преимущественно, имеется один отчетливый максимум; амплитуда дополнительных максимумов, в тех случаях, когда они имеются, значительно меньше амплитуды основного. Преобладающая частота спектра волны t_a изменяется в пределах от 35 до 45 гц и лишь в отдельных случаях превышает 45 гц. Отчетливые изменения частоты максимума спектра с удалением от пункта взрыва не были отмечены. Абсолютная ширина спектра, измеренная на уровне 0,7 от максимальной амплитуды спектра равна 20—30 гц, а относительная ширина $\Delta f/f_{\text{макс}}$ изменяется от 50 до 70%, т. е. спектр сравнительно узкий.

При изменении расстояния от пункта взрыва отмечается тенденция к уменьшению ширины спектра, главным образом, за счет понижения частоты, соответствующей верхнему пределу области максимума¹. Однако, отмечается также и значительный разброс ширины спектров, определенных по записям, полученным при разных пунктах взрыва на

¹ Областью максимума спектра условно названа полоса частот, где амплитуда $A \geq 0,7 A_{\text{макс}}$.



Фиг. 2. Сейсмограммы, полученные на фильтрующей аппаратуре СВЧ-24, на которых зарегистрированы волны t_a и t_u .
 Запись а (верхняя) получена не более высокочастотной фильтрации ($f_{\text{макс}} = 55$ гц, $\frac{\Delta f}{f_{\text{макс}}} = 50\%$), чем запись б (нижняя) ($f_{\text{макс}} = 33$ гц, $\frac{\Delta f}{f_{\text{макс}}} = 75\%$).

одинаковых расстояниях от них. Поэтому количественное определение закономерностей изменения ширины спектров с расстоянием пока не представляется возможным произвести.

В качестве примера на фиг. 3а показана запись, полученная на широкополосной аппаратуре, входящей в комплект станции для частотного анализа [7], а на фиг. 3б, в, г представлены спектры волны t_a , имеющие отчетливый максимум на частотах 37—39 гц. В табл. 1 приведены осредненные данные о спектрах волны t_a , полученные при расстояниях Δ , равных 200—700 м от пункта взрыва.

Таблица 1

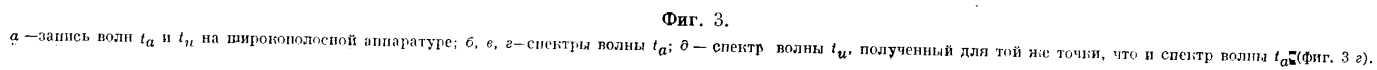
Данные о спектрах волн
 t_a и t_u

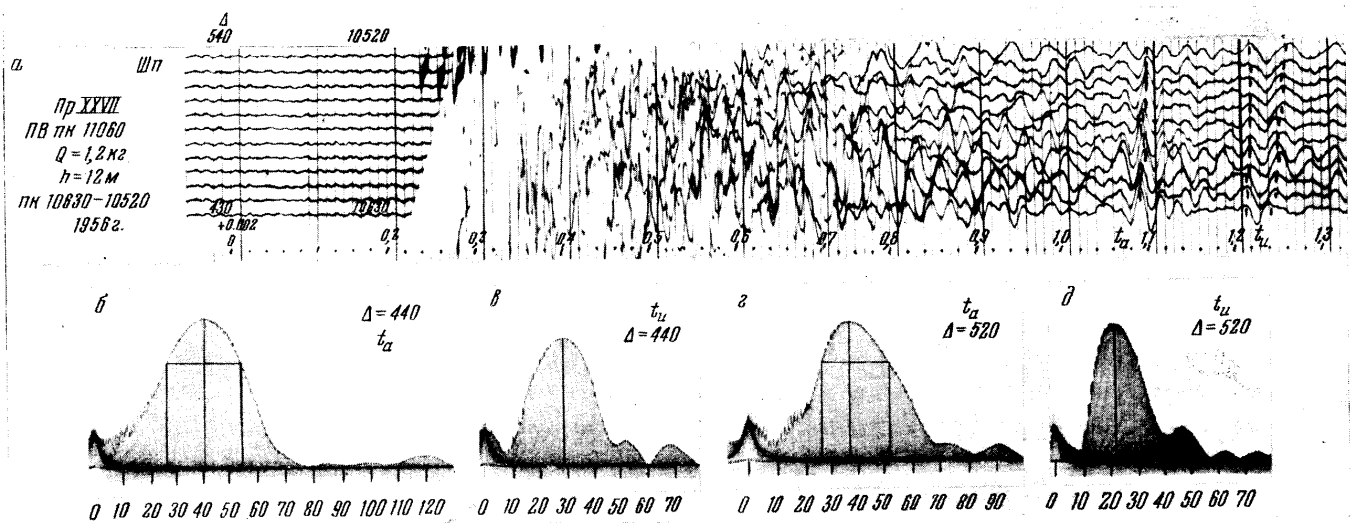
Волна	Частота максимума f , гц	Нижний предел области максимума f_n , гц	Верхний предел области максимума f_v , гц	Абсолютная ширина спектра Δf , гц	Относительная ширина спектра, %
t_a	35÷45	20÷25	47÷57	20÷30	50÷70
t_u	25÷35	13÷20	35÷45	15÷20	40÷80

Спектр волны t_u . Спектр в большинстве случаев имеет сравнительно простую форму — отмечается один отчетливый максимум на частоте 25—35 гц при наличии дополнительных максимумов их амплитуда значительно меньше, чем амплитуда основного максимума. Абсолютная ширина Δf спектра при расстоянии Δ , равном 200—700 м, в среднем равна 15—20 гц, а относительная ширина $\Delta f/f_{\text{макс}}$ изменяется от 40% до 80% (см. табл. 1).

Пример спектра волны t_u , определенный по записи фиг. 3а, показан на фиг. 3д. Для сравнения на фиг. 3г показан спектр волны t_a , определенный для того же самого пикета сейсмографа.

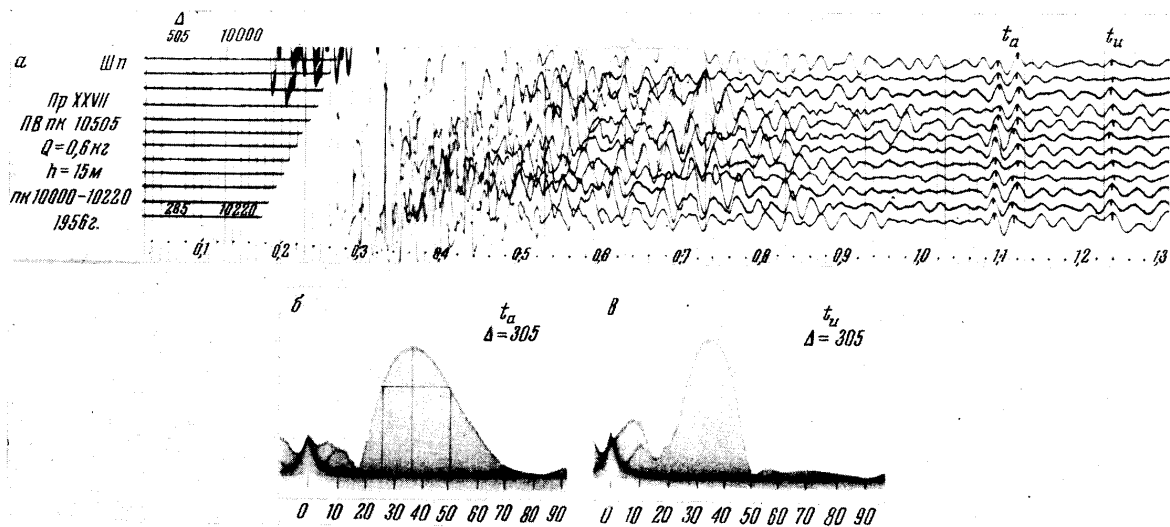
Сравнение спектров волн t_a и t_u . В большинстве случаев максимум спектра волны t_u смещен в область более низких частот по сравнению с максимумом спектра волны t_a . Отмеченная особенность спектров видна из рассмотрения фиг. 3г, д, а также из сравнения спектров, определенных по записи фиг. 4а и представленных на фиг. 4б (t_a) — 4в (t_u) и 4г (t_a) — 4д (t_u). В некоторых случаях различия в частоте максимума сравнительно невелики, но спектр волны t_a характеризуется либо меньшей крутизной правой части, либо большей крутизной левой части по сравнению со спектром волны t_u . На фиг. 5а показана запись волны t_a и t_u , полученная на широкополосной аппаратуре, а на фиг. 5б и 5в — спектры обеих волн. Сравнение показывает, что максимум спектра волны t_u смещен лишь незначительно относительно максимума спектра волны t_a ($f_{\text{макс}}(t_u) = 34$ гц, а $f_{\text{макс}}(t_a) = 37$ гц), но для спектра волны t_u значительно круче спад в области частот, более высоких, чем частота максимума.





Фиг. 4.

а — запись волн t_a и t_u на широкополосной аппаратуре; *б, в, г и д* — спектры волн t_a и t_u , полученные на одних и тех же точках профиля. Максимумы спектров волны t_a расположены на более высокой частоте, чем максимумы спектров волны t_u .



Фиг. 5.

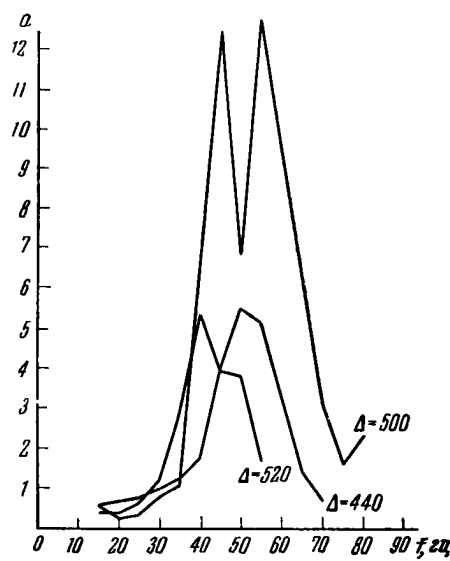
α — запись волн t_a и t_u на широкополосной аппаратуре; б, в — спектры волн t_a и t_u .
Частоты максимумов спектров обеих волн близки, но крутизна спектра в области высоких частот больше для спектра t_u .

Различия в спектрах волн t_a и t_u наглядно видны из рассмотрения графиков отношения спектров $\frac{A_a(f)}{A_u(f)}$ (фиг. 6), которые использовались для определения коэффициентов отражения от тонкого слоя по способу, описанному в § 1. Кривые имеют отчетливо выраженную резонансную форму, причем в области максимума отношение амплитуд достигает 6—8, а иногда и больших величин.

Приведенные данные об особенностях частотных спектров продольных волн t_a и t_u позволяют объяснить следующие ранее отмеченные особенности регистрации волн t_a и t_u на фильтрующей аппаратуре:

1. Невозможность регистрации волн t_a на более высокочастотных фильтрациях станции СВЧ объясняется тем, что спектр волны t_a имеет резко выраженную резонансную форму, причем интенсивность компонент с частотами $f > 50$ гц мала. Поэтому при использовании фильтров, рассчитанных на регистрацию сравнительно высоких частот, преобладающая частота волны t_a почти не изменяется, а ее амплитуда резко уменьшается и становится соизмеримой с амплитудой фона помех.

2. Увеличение отношения амплитуд $\frac{A(t_u)}{A(t_a)}$ волн t_u и t_a при переходе от более высокочастотной фильтрации 2—2—1 к более низкочастотной фильтрации 1—1—1, отмечающееся в ряде случаев (фиг. 2), объясняется тем, что волна t_u обладает более низкочастотным спектром, чем волна t_a .



Фиг. 6. Графики отношения $a(f) = \frac{A_a(f)}{A_u(f)}$ спектров волн t_a и t_u .

§ 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА ОТРАЖЕНИЯ ОТ ТОНКОГО СЛОЯ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫМ ДАННЫМ

Для определения зависимости коэффициента отражения от частоты были использованы спектры вертикальных составляющих волн t_a и t_u , определенные, преимущественно, на небольших удалениях от пункта взрыва, порядка 200—500 м. При данных расстояниях угол падения волны на границу тонкого слоя изменялся от 4 до 8°, а на границу мощного слоя — от 3 до 6°; следовательно, падение волн на границы обоих слоев близко к нормальному. При расстояниях Δ меньших 200 м записи, полученные с широкополосной аппаратурой, не удалось использовать для определения спектров отраженных волн из-за помех со стороны поверхностных волн и нерегулярных колебаний, возбуждаемых

взрывом. Было проведено также некоторое количество определений $r = r(f)$ по спектрам, полученным при расстояниях от пункта взрыва Δ порядка 500—900 м.

Пример записи волн t_a и t_u , полученной на широкополосной аппаратуре при расстояниях Δ от 790 до 1010 м от пункта взрыва, и спектров волн приведен на фиг. 7. Определения спектра коэффициента отражения от тонкого слоя по спектрам волн, полученным при таких больших Δ , как следует из § 1, принципиально должны быть менее точными, поскольку при больших Δ уже существенную роль могут играть обменные (продольно-поперечные) волны, которые в рассматриваемом способе не учитываются. Представляло все же интерес выяснить, как изменяются с расстоянием спектры коэффициента отражения от тонкого слоя, если пренебречь учетом обменных волн; с этой целью и были сделаны указанные ориентировочные оценки.

Исходные данные для определения $r = r(f)$. На фиг. 3а, б, 4б, в и 4г, д приведены примеры пар спектров волн t_a и t_u , по которым производилось определение r . На фиг. 6 показан пример графиков зависимости $a = \varphi_a/\varphi_u$ от частоты f , вычисленный по спектрам обеих волн. Из рассмотрения этих графиков видно, что кривая $a = a(f)$ имеет один или два близко расположенных максимума в диапазоне частот f , равном 40—55 гц.

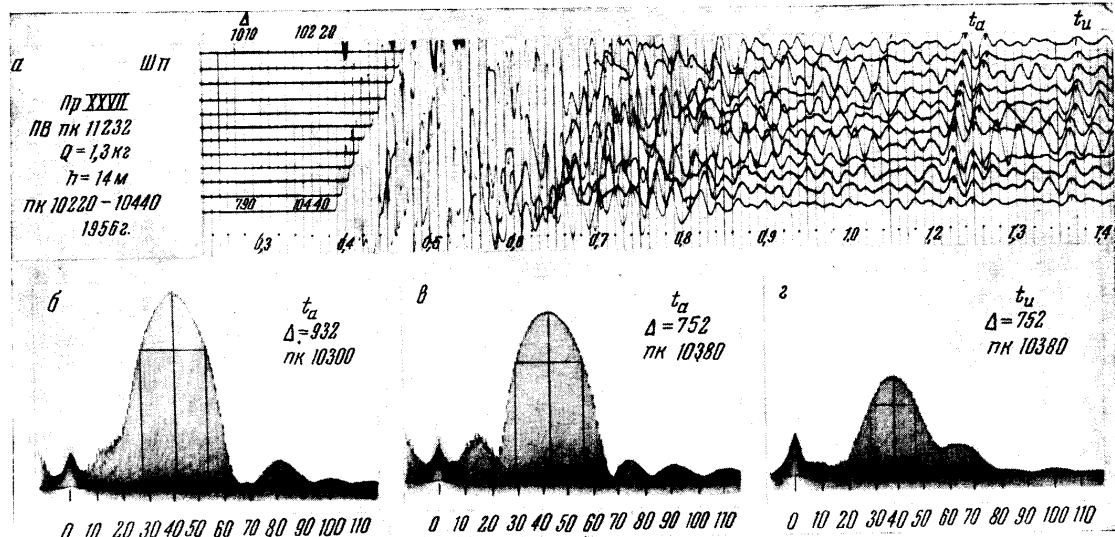
Для определения $r = r(f)$ по формулам для коэффициентов отражения продольных волн на границе двух твердых полупространств вычислена зависимость r_n от угла падения θ . При расчетах принималось, что отношение плотностей на рассматриваемой границе равно единице, а отношение скоростей продольных волн равно 0,9. Расчеты показали, что при малых $\theta \leq 10^\circ$ величина r_n мало изменяется с изменением θ и практически равна 0,05. Глубины обеих границ приняты равными 1350 и 1875 м соответственно. Точных данных о поглощении в среде между обеими отражающими границами нет. Некоторые ориентировочные оценки позволили предположить, что коэффициент поглощения на частоте $f = 50$ гц не превосходит величины $\alpha_2 = 0,0002$ 1/м. Полагая, что коэффициент поглощения является линейной функцией частоты, была принята следующая зависимость α_2 от частоты.

$$\alpha_2 = 4 \cdot 10^{-6} f. \quad (14)$$

Описание графиков $r = r(f)$. На фиг. 8 показаны графики зависимости $r = r(f)$, вычисленные по формуле (11) с учетом и без учета поглощения. Из рассмотрения кривых видно, что учет поглощения мало изменяет форму спектральных кривых, хотя величины $r = r(f)$ и изменяются, в особенности в окрестности максимума.

В данном случае небольшое влияние учета поглощения на форму кривых $r = r(f)$ объясняется малой мощностью слоя, заключенного между обеими границами и малой величиной коэффициента поглощения α_2 в этом слое.

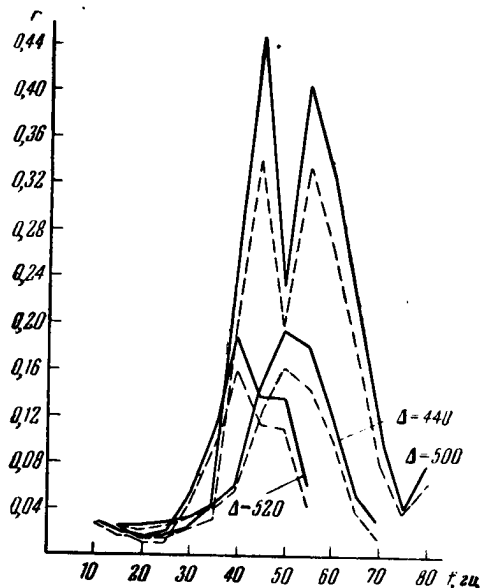
Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6



Фиг. 7. Запись волн t_a и t_u , полученная на широкополосной аппаратуре при расстояниях $\Delta = 790 \div 1010$ м (а), и спектры волн t_a (б, в) и t_u (г).

Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6

Поскольку в начальной стадии экспериментального изучения спектров коэффициента отражения, в первую очередь представляет интерес определение основных особенностей формы кривой $r = r(f)$ и в связи с тем, что закон изменения коэффициента поглощения с частотой между обеими отражающими границами неизвестен, при дальнейших расчетах графиков зависимости $r = r(f)$ мы пренебрегли учетом поглощения и считали сре-



Фиг. 8. Графики зависимости коэффициента отражения от частоты, вычисленные без учета (сплошная линия) и с учетом поглощения (штриховая линия).

ставляющих в спектрах волн t_a и t_u весьма малы. Некоторые графики, как, например, график, определенный при $\Delta = 290$ м на фиг. 9, имеют второй максимум на частоте $f = 70$ гц. Для кривых, полученных при больших Δ (фиг. 10), наблюдается некоторое смещение максимума в область более высоких частот (f равно 50—65 гц) по сравнению с частотой максимума для кривых, полученных при меньших Δ . Различие в спектрах, полученных на различных удалениях от пункта взрыва, не четко выражено, так как на кривых, полученных при малых Δ , также иногда имеются максимумы на более высоких частотах.

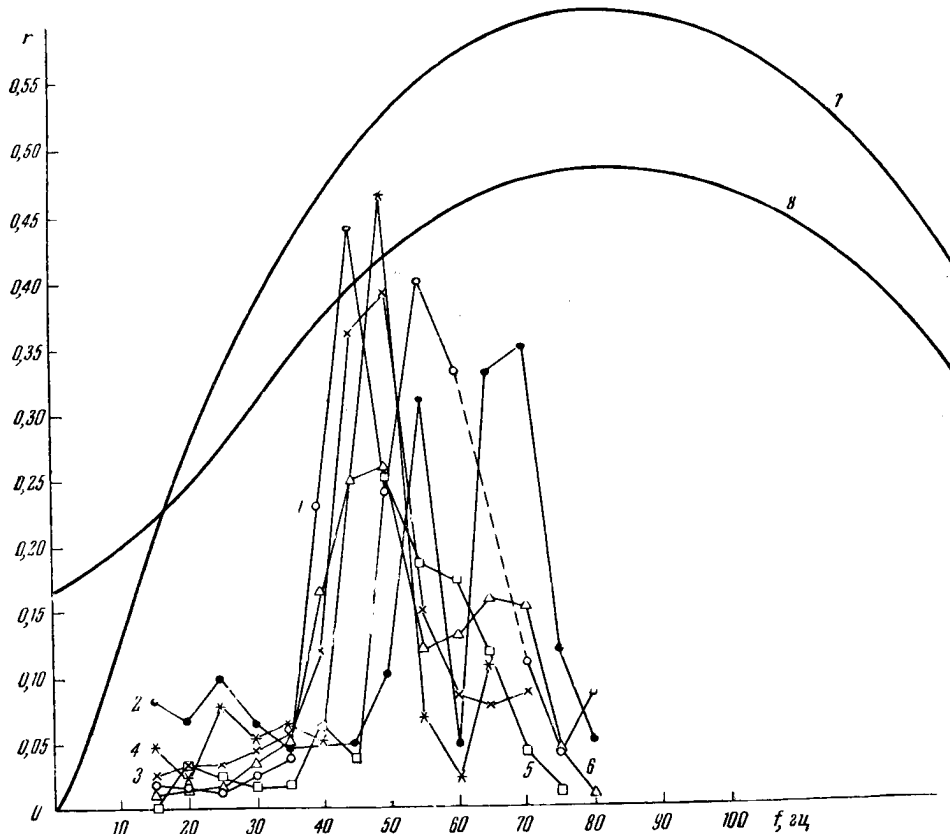
Максимальные величины коэффициентов отражения изменяются в широких пределах — от 0,15 до 0,50, но преобладают величины $r_{\text{макс}}$ примерно равные 0,20—0,25. На частотах, сравнительно мало отличающихся от частоты максимума, величина коэффициента отражения значительно уменьшается. Так, например, на частоте $f = 65$ гц коэффициент отражения, преимущественно, близок к 0,10, а на частоте $f = 35$ гц к 0,05.

Сравнение графиков зависимости $r = r(f)$ с графиками $a = a(f)$ (см., например, фиг. 6 и 8) показывает, что форма их очень похожа. Это объяс-

ду, заключенную между отражающими слоями, идеально упругой. В этом случае оцениваются максимально возможные величины коэффициентов отражения $r = r(f)$.

Примеры графиков зависимости $r = r(f)$, вычисленных без учета поглощения в среде между обеими отражающими границами, приведены на фиг. 9 и 10. Вычисленные по экспериментальным данным графики $r = r(f)$ в большинстве случаев имеют отчетливый максимум на частотах f , равных 40—50 гц и крутой спад в область как более низких, так и более высоких частот. На частотах $f > 80$ гц спектр коэффициента отражения обычно уже не может быть определен из-за того, что амплитуды соответствующих со-

няется тем, что в рассматриваемом случае малой величины $r_{\text{п}}$, условие $bc \gg a$ выполняется почти при всех значениях a ; следовательно, в этом случае справедливо приближенное равенство (13). При отсутствии поглощения, т. е. при $s=1$, кривая $r(f)$ отличается от кривой $a(f)$ только постоянным множителем. При учете поглощения некоторые различия в форме



Фиг. 9. Графики зависимости коэффициента отражения от частоты, определенные по экспериментальным данным.

1 — ПВ 11060, $\Delta = 50$; 2 — ПВ 11232, $\Delta = 290$; 3 — ПВ 11232, $\Delta = 490$; 4 — ПВ 10505, $\Delta = 325$; 5 — ПВ 10565, $\Delta = 305$; 6 — ПВ 10505, $\Delta = 345$; 7, 8 — теоретические кривые спектров коэффициента отражения волн от тонкого слоя в случае, когда акустические жесткости в средах, окружающих слой, одинаковы (7) ($n=q=0,5$) и в случае, когда они различны (8) ($n=0,5$, $q=0,7$).

кривых $a = a(f)$ и $r = r(f)$ должны наблюдаться, но при небольших величинах коэффициента поглощения эти различия невелики.

Сравнение с результатами теоретических расчетов. Для сопоставления экспериментально определенных спектров коэффициента отражения с рассчитанными теоретически на фиг. 9 показаны теоретические спектры, рассчитанные для нормального падения плоской стационарной синусоидальной волны на тонкий слой в следующих двух случаях: 1) когда скорости V_1 и V_3 по обе стороны от тонкого слоя одинаковы и 2) когда скорости различны.

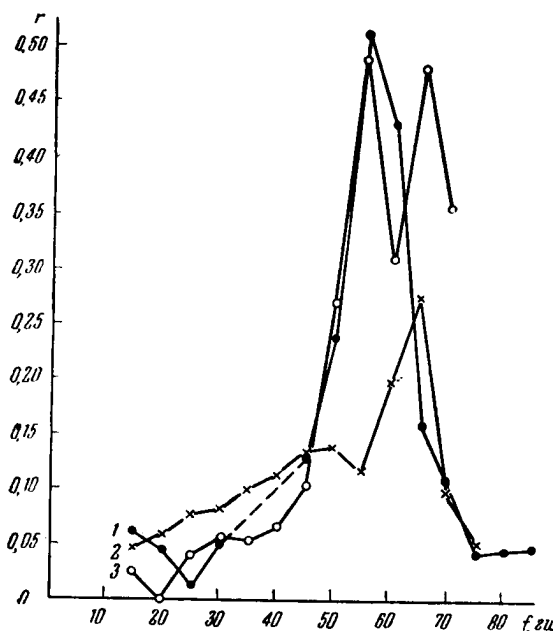
При одинаковых величинах плотности ρ_i во всех трех средах расчетная формула для коэффициента отражения, полученная с учетом многократных отражений внутри слоя [9], для первого случая имеет вид (см. [3])

$$|r| = \left| \frac{n^2 - 1}{\sqrt{4n^2 \operatorname{ctg}^2\left(\frac{2\pi l}{\lambda_2}\right) + (n^2 + 1)^2}} \right|, \quad (15)$$

а для второго случая (см. [10])

$$|r| = \sqrt{\frac{(q - n)^2 \operatorname{ctg}^2\left(\frac{2\pi l}{\lambda_2}\right) + (1 - qn)^2}{(q + n)^2 \operatorname{ctg}^2\left(\frac{2\pi l}{\lambda_2}\right) + (1 + qn)^2}}, \quad (15')$$

где $n = V_1/V_2$, $q = V_3/V_2$, V_1 и V_3 — скорости в средах, покрывающих и подстилающих тонкий слой, V_2 — скорость в тонком слое, l/λ_2 — отношение



Фиг. 10. Графики зависимости коэффициента отражения от частоты, вычисленные при Δ , равном 590 (1), 720 (2), 740 (3) м от пункта взрыва.

мощности l слоя к длине волны λ_2 в слое. При расчетах принято $l = 15$ м, $V_1 = 2500$ м/сек, $V_2 = 5000$ м/сек, $V_3 = 3500$ м/сек (кривая 8) и $V_1 = V_3 = 2500$ м/сек, $V_2 = 5000$ м/сек (кривая 7). Теоретические спектры рассчитаны для случая нормального падения волны в связи с тем, что экспериментальные спектры определены при углах падения $\theta < 10^\circ$, а из теоретического рассмотрения следует, что при изменении углов падения от нуля до 10° спектры практически не изменяются [3].

Сравнение экспериментально полученных спектров с теоретическими показывает, что имеется ряд каче-

ственно сходных черт и в то же время ряд существенных отличий. Сходство заключается в том, что и теоретические и экспериментальные спектры имеют резонансную форму. Частота максимума экспериментальных спектров расположена преимущественно на более низкой частоте ($f \approx 50$ гц), чем частота максимума ($f_{\text{макс}} = 83$ гц) теоретических кривых. Максимальные величины коэффициента отражения, определенные экспериментально, в отдельных случаях близки, а в боль-

шинстве случаев меньше, чем максимальная величина коэффициента отражения в случае $n = 0,5$ и $q = 0,7$, который достаточно близок к реальному соотношению скоростей в районе исследований.

Основное отличие экспериментальных спектров от теоретических заключается в том, что экспериментальные спектры характеризуются значительно меньшей шириной, чем теоретические, и в связи с этим резко различаются величины коэффициентов отражения на частотах, отличных от резонансной.

Объяснить наблюдаемое различие теоретических и экспериментальных спектров неточным выбором параметров для теоретических расчетов нельзя по следующим причинам: 1) при любых возможных в данном районе вариациях отношений скоростей теоретические спектры значительно шире, чем определенные по экспериментальным данным (см. [3]); 2) изменение мощности слоя в k раз, как видно из формул (15) и (15'), эквивалентно изменению значений частот в $1/k$ раз; в этом случае теоретический спектр трансформируется вдоль оси частот, но и после трансформации форма его не становится такой острорезонансной, как у экспериментальных спектров. Наконец, следует подчеркнуть, что при теоретических расчетах были приняты величины мощности слоя и скоростей, уверенно определенные по данным буровых скважин и сейсмических исследований.

Отмеченные различия теоретических и экспериментальных спектров нельзя объяснить также различием в режимах, при которых они получены (теоретические — для стационарного, экспериментальные — для импульсного). В рассматриваемом случае длительность импульса ($t = 0,05$ сек) в четыре раза превышает период собственных колебаний слоя; следовательно, и экспериментальные данные получены при режиме, близком к стационарному. Для выяснения причин различий теоретических и экспериментальных спектров интересно рассмотреть возможные ошибки в определении величин $r_i(f)$ по экспериментальным данным и обусловленные ими искажения формы графика зависимости $r = r(f)$.

§ 4. ОЦЕНКА ВОЗМОЖНЫХ ОШИБОК В ОПРЕДЕЛЕНИИ r_i

Основные источники ошибок в определении r_i — неточные данные о поглощении в среде, расположенной между отражающими границами, и о коэффициенте отражения r_n от границы мощного слоя.

Ошибки за счет неточного учета поглощения. Член, определяющий зависимость от поглощения, имеет вид

$$c(f) = e^{2\alpha_2 l_2}.$$

Дифференцируя выражение (11) для r_i по c , получим следующее выражение для $\frac{dr_i}{dc}$:

$$\frac{dr_i}{dc} = \frac{b}{za} \frac{bc - \sqrt{(bc)^2 + 4a^2}}{\sqrt{(bc)^2 + 4a^2}}. \quad (16)$$

Разделив (16) на (11), можно представить зависимость между относительными ошибками в величинах r_i и c в следующем виде:

$$\frac{dr_i}{r_i} = - \frac{b}{\sqrt{b^2 + \frac{4a^2}{c^2}}} \frac{dc}{c}. \quad (17)$$

Считая, что длина пути l_2 определена точно, получим из выражения для c

$$\frac{dc}{c} = 2l_2 d\alpha_2. \quad (18)$$

Отсюда

$$\frac{dr_i}{r_i} = -b \frac{2l_2 d\alpha_2}{\sqrt{b^2 + 4a^2/e^{4l_2\alpha_2}}}. \quad (19)$$

Из формулы (19) видно, что относительная ошибка в определении коэффициента отражения на данной частоте f_i пропорциональна произведению длины пути волны между обеими границами на величину ошибки $d\alpha_2$ в величине коэффициента поглощения α_2 на данной частоте f_i . При $b \gg \frac{2a}{c}$

$$\frac{dr_i}{r_i} \simeq -2l_2 d\alpha_2, \quad (20)$$

т. е. в этом случае пропорциональность величин $\frac{dr_i}{r_i}$ и $2l_2 d\alpha_2$ заменяется их равенством, и величина $\frac{dr_i}{r_i}$ при заданном $d\alpha_2$ постоянна. Отрицательный знак показывает, что, если при расчетах принята преувеличенная величина коэффициента поглощения α_2 , то будет получена преуменьшенная величина r_i .

Ошибка в определении величины r_i тем больше, чем больше l_2 , т. е. чем больше разность глубин обеих отражающих границ. Оценим величину ошибки за счет неучтенного поглощения для значений b, a, l_2, α_2 , типичных для участка, где производились исследования. Полагая $2l_2 = 1050$ м и $b \gg \frac{2a}{c}$, $d\alpha_2$ равным 0,0001—0,0002 1/м, получим $\frac{dr_i}{r_i}$ порядка —(0,1—0,2), т. е. относительная ошибка в определении r_i может достигнуть 10—20%. При больших a , например, при $a = 4,0$ (когда неравенство $b \gg \frac{2a}{c}$ не выполняется) при $\alpha_2 = 0,0002$ 1/м $\frac{dr_i}{r_i}$ получается порядка —0,09—(—0,18), т. е. ошибки близки к вычисленным для случая $b \gg \frac{2a}{c}$. Следовательно, форма кривых $r = r(f)$ за счет неучтенного поглощения должна мало измениться.

Ошибка за счет неточного определения r_n . Из формулы (11) можно получить следующее выражение для относительной ошибки в определении r_i :

$$\frac{dr_i}{r_i} = \frac{p}{\sqrt{p^2 + 4a^2 r_n^2}} \frac{dr_n}{r_n}, \quad (21)$$

где $p = \delta_2/\delta_1$. Из этой формулы видно, что относительная ошибка в определении r_i пропорциональна относительной ошибке в величине r_n , но в общем случае несколько меньше последней, так как $\frac{p}{\sqrt{p^2 + 4a^2 r_n^2}} < 1$.

При $p \gg 2ar_n$

$$\frac{dr_i}{r_i} \approx \frac{dr_n}{r_n}. \quad (22)$$

В этом случае спектр коэффициента отражения $r(f)$ определяется с точностью до постоянного множителя. Величины коэффициентов отражения при различных принятых величинах r_n будут различными, но форма спектра — положение максимума и соотношение амплитуд для различных компонент — останется неизменной.

В общем случае, если не выполняется неравенство $p \gg 2ar_n$, при выборе различных величин r_n несколько изменяется и форма спектра. Однако расчеты показали, что эти изменения формы сравнительно невелики.

Ошибка, обусловленная неучтенной зависимостью r_n от частоты. В основе рассматриваемого способа лежит предположение о том, что коэффициент отражения r_n от нижележащего слоя не зависит от частоты. Однако, во многих случаях заранее неизвестно, является ли нижележащий слой толстым или тонким. Рассмотрим, какие искажения будут внесены в спектр $r(f)$, если коэффициент отражения r_n в действительности зависит от частоты.

При рассмотрении используем приближенную формулу (13), поскольку, как показали расчеты, она обеспечивает достаточную точность расчетов и позволяет получить результаты в наиболее наглядной форме. Из формулы видно, что если при расчетах принято $r_n = \text{const}$, то отношение величин r , соответствующих двум различным частотам f_2 и f_1 , имеет вид

$$\frac{r(f_2)}{r(f_1)} = \frac{a(f_2)}{a(f_1)}, \quad (23)$$

т. е. целиком определяется отношением величин a на частотах f_2 и f_1 .

Если коэффициент отражения от нижележащего слоя зависит от частоты, т. е. $r_n = r_n(f)$, то отношение $\frac{r'(f_2)}{r'(f_1)}$ коэффициентов отражения от тонкого слоя примет вид

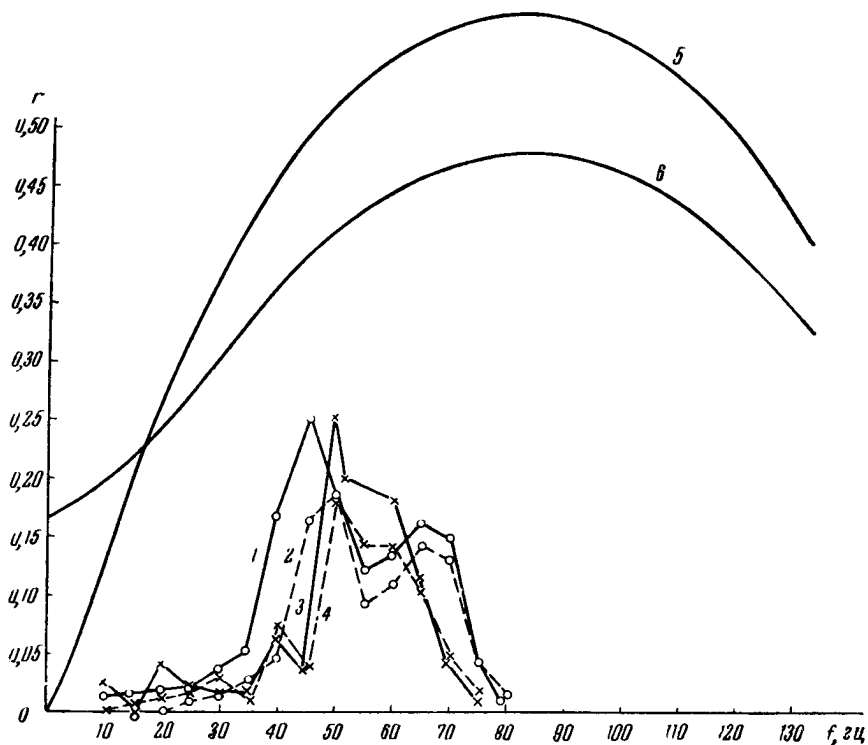
$$\frac{r'(f_2)}{r'(f_1)} = \frac{a(f_2)}{a(f_1)} \frac{r_n(f_2)}{r_n(f_1)}. \quad (24)$$

Следовательно,

$$\frac{r'(f_2)}{r'(f_1)} : \frac{r(f_2)}{r(f_1)} = \frac{r_n(f_2)}{r_n(f_1)}. \quad (25)$$

Если при определении $r(f)$ было принято, что r_n не зависит от частоты, то для учета зависимости $r_n(f)$ вычисленную величину $\frac{r(f_2)}{r(f_1)}$

нужно умножить на множитель $\frac{r_n(f_2)}{r_n(f_1)}$. Из этого видно, что если в пределах всего диапазона частот, в котором определена зависимость $r(f)$, величина $r_n(f)$ — возрастающая функция частоты, то в области возрастания $r(f)$ новая функция $r'(f)$, учитывающая возрастание r_n с частотой, будет возрастать еще резче, чем $r(f)$, а в области спада будет уменьшаться менее резко. В некоторых случаях при резком возрастании r_n с частотой спад функции $r(f)$ может смениться возрастанием.



Фиг. 11. Графики зависимости коэффициентов отражения от частоты, вычисленные при $r_n = \text{const}$ (1, 3) и при $r_n = r_n(f)$ (2, 4). 5—6 — теоретические кривые (см. подпись к фиг. 9, кривые 7, 8).

Если $r_n(f)$ — монотонно спадающая функция частоты, то картина будет обратной. Наконец, если функция $r_n(f)$ имеет резонансный характер, то в области, где обе функции $r(f)$ и $r_n(f)$ возрастают или спадают, крутизна спектра $r'(f)$ увеличивается, а в области, где одна функция возрастает, а другая спадает, крутизна спектра $r'(f)$ уменьшается или даже возрастание $r(f)$ с частотой сменяется спадом и обратно.

Предположим, что волна t_u , спектр которой был использован для расчетов графиков $r = r(f)$ (см. фиг. 8—10), также соответствует тонкому слою и, следовательно, коэффициент отражения от него зависит от частоты. Из приведенного рассмотрения следует, что спектры $r'(f)$, вычисленные с учетом зависимости $r_n(f)$, сохраняют острорезонансную

форму, и крутизна, по крайней мере, одной из ветвей кривой $r'(f)$ может даже увеличиться по сравнению с крутизной кривой $r(f)$. В качестве примера на фиг. 11 приведены спектры $r(f)$, определенные по экспериментальным данным в предположении $r_n = 0,05 = \text{const}$, и спектры, вычисленные при переменном r_n , причем величина r_n при изменении f от нуля до 100 гц возрастает от нуля до $(r_n)_{\text{макс}} = 0,05$.

Приведенные графики свидетельствуют о том, что и при учете изменения r_n с частотой спектры $r(f)$ коэффициента отражения от тонкого слоя, определенные по экспериментальным данным, изменяются мало и остаются значительно более узкими, чем следует из теоретического рассмотрения.

ВЫВОДЫ

1. Предложен способ определения спектра коэффициента отражения волн от тонкого слоя по экспериментальным данным, основанный на рассмотрении отношения спектров волн, соответствующих тонкому слою и нижележащему мощному слою. Спектры обеих волн должны быть получены при одном и том же взрыве для исключения влияния условий взрыва и условий установки сейсмографов.

2. Для определения спектров коэффициента отражения волн от тонкого слоя использованы спектры отраженных волн, полученные при полевых экспериментальных работах и соответствующие тонкому гипсо-ангидритовому слою (мощность $l = 15 \text{ м}$, глубина залегания $H = 1350 \text{ м}$) и мощному слою монолитных известняков (глубина залегания $H = 1875 \text{ м}$). Волна, соответствующая слою известняков, характеризуется спектром более низкочастотным, чем волна, соответствующая тонкому слою.

3. Определение спектров коэффициента отражения от тонкого слоя по отношению спектров волн, отраженных от тонкого и от мощного слоя, показало, что спектры коэффициента отражения характеризуются острорезонансной формой. Сопоставление с результатами теоретических расчетов показало, что спектры, вычисленные по экспериментальным данным, имеют максимум на более низкой частоте, преимущественно характеризуются меньшей максимальной величиной коэффициента отражения и значительно меньшей шириной, чем спектры, рассчитанные теоретически.

4. Проведен анализ возможных ошибок в определении спектров коэффициента отражения за счет неточного учета поглощения в среде между обеими отражающими границами и неточных данных о коэффициенте отражения от мощного слоя. Анализ показал, что острорезонансная форма экспериментально определенных спектров не может быть объяснена погрешностями за счет указанных причин. По-видимому, различия в спектрах объясняются тем, что реальная среда, для которой определялись спектры, отличается по своему строению от той простейшей модели, которая использовалась при теоретическом рассмотрении. В частности, возможно, что в поглощающих средах теоретические спектры коэффициента отражения от тонкого слоя отличаются от спектров для идеально упругих сред.

Не исключено также, что существенное влияние на форму экспериментальных спектров оказывает микрослоистое строение тонкого гипсо-ангидритового слоя. Для изучения этих вопросов необходима постановка специальных теоретических и лабораторных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. И. И. Гурвич. Об отражениях от тонких пластов в сейсморазведке. Прикл. геофиз., вып. 9, Гостоптехиздат, 1952.
2. И. И. Гурвич. Анализ отражения от тонких пластов. Прикл. геофиз., вып. 15, Гостоптехиздат, 1956.
3. И. С. Берзон. О некоторых спектральных особенностях волн, отраженных от тонких слоев. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1959, № 5.
4. В. С. Воюцкий и А. И. Слуцкий. Частотный анализ сейсмических колебаний. Прикл. геофиз., вып. 8, Гостоптехиздат, 1952.
5. К. К. Запольский. Аппаратура и методика исследования характеристик сейсмических волн в реальных средах. Канд. дисс., Геофиз. ин-т АН СССР, 1952.
6. А. И. Слуцкий. Частотный анализ сейсмических колебаний. Канд. дисс., НИИГР, 1956.
7. Л. Л. Худзинский, А. Я. Меламуд. Станция частотного анализа сейсмических колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 9.
8. И. С. Берзон. Об изменении преобладающих частот сейсмических волн при изменении расстояния от источника колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 1.
9. Д. В. Рэлей. Теория звука. Т. 2, ГИТТЛ, 1955.
10. И. С. Берзон. Об изменении с расстоянием амплитуд волн, отраженных от тонкого слоя. Наст. сборник.
11. Л. Д. Райхер. Детальное изучение структур, нарушенных сбросами. Прикл. геофиз., вып. 16, Гостоптехиздат, 1957.
12. А. Я. Дьячкова и В. Б. Соллогуб. Трассирование сбросов сейсмическим методом отраженных волн во внешней зоне Предкарпатского прогиба. Разведка и охрана недр, 1956, № 8.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

*М. И. Рац-Хизгия*ОБ ОСРЕДНЕНИИ НАБЛЮДЕННЫХ ДАННЫХ
ПРИ ПОСТРОЕНИИ ГРАФИКОВ ИЗМЕНЕНИЯ АМПЛИТУД
СЕЙСМИЧЕСКИХ ВОЛН С РАССТОЯНИЕМ

Предложен способ построения амплитудных кривых $\ln A = f(x)$, основанный на осреднении амплитудных графиков в пределах каждой стоянки сейсмографов отрезками прямых с последующей увязкой осредняющих прямых вдоль всей линии профиля. При осреднении амплитудных данных исключаются ошибки, которые возможны при увязке амплитуд только по записям корреляционных приборов.

В настоящее время при обработке сейсмических данных используются динамические характеристики волн (в частности, амплитудные особенности), позволяющие получить более полные сведения о строении и свойствах среды [1—5].

Однако, во многих случаях амплитудные графики волн характеризуются значительным разбросом точек. Случайные отклонения в наблюдаемых амплитудных данных могут быть обусловлены наличием нерегулярных помех, возбуждаемых взрывом, микросейсмами, микронеоднородностями в верхнем слое, неидентичными условиями установки сейсмографов вдоль профиля и т. д. При количественной обработке амплитудных данных влияние таких факторов на величины амплитуд не всегда можно учесть. В методе преломленных волн при определении параметров, характеризующих затухание волн с расстоянием, используются разностные способы [1, 2], позволяющие исключить влияние условий установки и различий в чувствительности каналов на ход амплитудных графиков. При изучении динамических характеристик отраженных волн особое значение приобретают построение и анализ одиночных амплитудных кривых. При интерпретации амплитудных данных, полученных методом преломленных волн, в ряде случаев также приходится обрабатывать одиночные амплитудные кривые. Это имеет место, например при построении карт изоамплитуд [3] или при использовании метода полей приведенных амплитуд [2].

Выше были отмечены некоторые причины, обуславливающие случайные отклонения амплитудных данных в каждой точке наблюдения. При

переходе к наблюдениям на следующей стоянке величина случайного отклонения амплитуды на корреляционном приборе иногда меняется (вследствие изменения условий установки прибора, уровня ветровых помех и т. п.). Это отклонение особенно нежелательно, так как увязка амплитудных графиков для двух соседних стоянок по одной опорной точке приведет к искажению наклона всей амплитудной кривой $\ln A = f(x)$ [1]. Таким образом, способ увязки графиков амплитуд, полученных на соседних стоянках, основанный на использовании только опорных (корреляционных) точек, обладает определенными недостатками.

Ниже рассматривается способ построения амплитудных кривых, основанный на осреднении амплитудных графиков в пределах каждой стоянки сейсмографов отрезками прямых с последующей увязкой осредняющих прямых вдоль всей линии профиля. При помощи данного способа исключаются ошибки, которые возможны при увязке амплитуд только по записям корреляционных приборов.

§ 1. ОСРЕДНЕНИЕ НАБЛЮДЕННЫХ АМПЛИТУДНЫХ ГРАФИКОВ

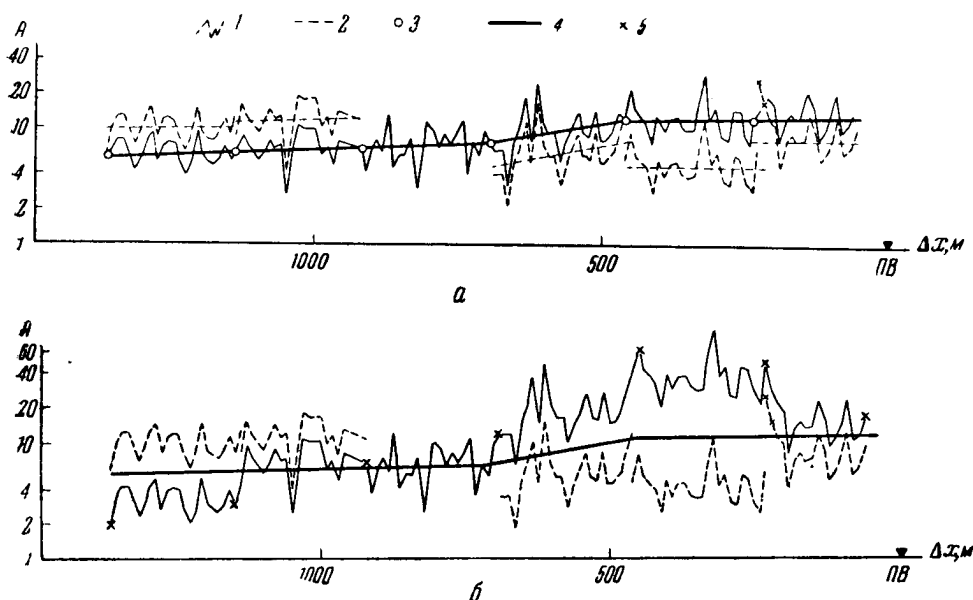
Результаты теоретических исследований показывают, что в случае сред, близких к горизонтально-слоистым, амплитуды головных волн (на значительных удалениях от начальной точки) и отраженных волн (за исключением области начальной точки) плавно убывают с расстоянием [4—6].

Графики изменения амплитуд с расстоянием удобно строить в системе координат $x, \ln A$ [1]. Можно допустить с достаточной степенью приближения, что в пределах небольшого интервала Δx профиля зависимость $\ln A$ от расстояния x линейная и, следовательно, всю амплитудную кривую можно представить в виде ломаной, состоящей из элементарных прямолинейных отрезков.

При осреднении наблюдаемых графиков $\ln A = f(x)$ прямыми линиями используются все наблюдаемые точки (в пределах аппроксимации), как равноточные. При этом исключается случайный разброс амплитудных данных и определяется вероятнейшее значение величины амплитуды в каждой точке. Если брать длину прямолинейных отрезков равной длине стоянки сейсмографов, тогда крайние точки таких прямых определяют вероятнейшие значения величин амплитуд в опорных (корреляционных) точках. При такой методике обработки амплитудных данных для определения амплитуд в опорных точках используются все наблюдаемые точки и одновременно исключаются случайные отклонения в амплитудах.

В дальнейшем приближенные аппроксимирующие прямые линии будем называть средними линиями, а построенные по этому методу амплитудные графики $\ln A = f(x)$ — осредненными амплитудными графиками. Следует отметить, что при осреднении амплитудных данных могут сглаживаться некоторые особенности, связанные со строением среды (влияние локальных неоднородностей и т. д.).

Амплитудные графики $\ln A = f(x)$, построенные двумя способами — при увязке данных, полученных на соседних стоянках по корреляционным приборам, и при увязке их способом средних линий — могут различаться. Ход амплитудного графика, построенного способом средних линий, будет иметь более плавный вид. На фиг. 1 приведены наблюдаемые



Фиг. 1. К построению амплитудных кривых по наблюдаемым данным:

а — способом средних линий; б — по корреляционным приборам.

1 — наблюдаемые амплитудные графики; 2 — аппроксимирующие прямые линии, определенные аналитическим способом; 3 — вероятнейшие значения величин амплитуд в опорных (корреляционных) точках; 4 — осредненный амплитудный график; 5 — корреляционные точки.

амплитудные графики, которые были увязаны способом средних линий (фиг. 1, а) и по корреляционным приборам (фиг. 1, б). Из сопоставления обоих графиков видно, что амплитуда отраженной волны t_a на интервале Δ от 0 до 1200 м изменяется более плавно на фиг. 1, а, чем на фиг. 1, б. Для фиг. 1, а $\frac{A_{\Delta=0}}{A_{\Delta=1200}} \simeq 1,5$, а для фиг. 1, б $\frac{A_{\Delta=0}}{A_{\Delta=1200}} \simeq 2,7$.

При определении показателя степени функции расхождения n и коэффициента поглощения α по амплитудным данным преломленных волн, разностные амплитудные графики, построенные вдоль всего профиля, аппроксимируются прямыми линиями [1, 2]. Представляется целесообразным проводить осреднение разностных амплитудных графиков прямыми линиями на каждой отдельной стоянке и увязывать указанным выше способом.

Аналитический способ определения положения аппроксимирующих прямолинейных отрезков. Выше было отмечено, что в ряде случаев представляется возможным аппроксимировать наблюдаемые амплитудные графики в пределах небольших участков отрезками прямых. На практике

для аппроксимации амплитудных кривых часто используют показательные или степенные функции, графики которых преобразуются в прямые линии при помощи функциональных шкал (логарифмической, полулогарифмической и др.).

По методу наименьших квадратов можно найти положение аппроксимирующих прямолинейных отрезков, удовлетворяющих условию наилучшего совпадения с наблюдаемыми точками [7]. Подробно использование численных методов осреднения рассматривается в работе [8] применительно к определению скоростей по годографам отраженных волн. Для аппроксимации амплитудных данных также выбрана прямая линия, имеющая уравнение

$$y = f(x) = B_0 + B_1x, \quad (1)$$

где x — расстояние от пункта взрыва, $y = \ln A$ — величина логарифма амплитуды. Коэффициенты B_0 и B_1 уравнения (1) определяются из условия, что сумма квадратов отклонений амплитуд $(\delta A)^2$ от положения аппроксимирующей прямой должна быть наименьшей

$$\Sigma (\delta A)^2 = \min. \quad (2)$$

Нормальные уравнения в рассматриваемом случае имеют вид

$$B_0n + B_1\Sigma x = \Sigma y, \quad (3)$$

$$B_0\Sigma x + B_1\Sigma x^2 = \Sigma xy.$$

Из системы уравнений (3) определяются значения коэффициентов B_0 и B_1 аппроксимирующей прямой

$$B_0 = \frac{\Sigma x^2 \Sigma y - \Sigma x \Sigma xy}{n \Sigma x^2 - (\Sigma x)^2},$$

$$B_1 = \frac{n \Sigma xy - \Sigma x \Sigma y}{n \Sigma x^2 - (\Sigma x)^2}. \quad (4)$$

После вычисления вероятнейших значений коэффициентов B_0 и B_1 наносим осредняющую прямую на чертеж.

По методу наименьших квадратов величины коэффициентов B_0 и B_1 можно находить с большой точностью. В работе [8] приведены формулы для оценки точности определения коэффициентов B_0 и B_1 .

Изложенный аналитический способ определения положения прямой, которая наилучшим способом аппроксимирует наблюдаемые данные, требует некоторых элементарных, но кропотливых вычислений. При обработке амплитудных данных точки располагаются через равный интервал Δx , что позволяет упростить вычисления.

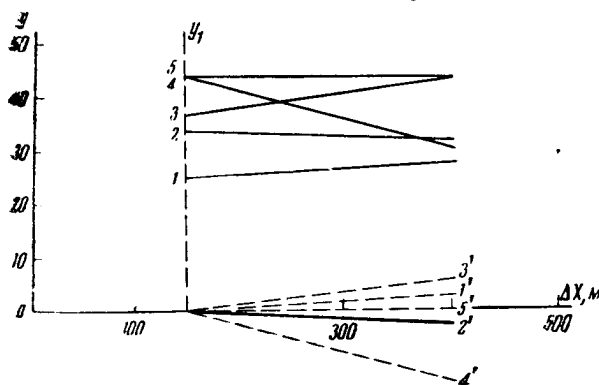
В случае сравнительно небольшого разброса наблюдаемых данных для их осреднения можно применить изложенный ниже графический способ, требующий меньшей затраты времени, чем аналитический.

Техника построения одиночных амплитудных графиков. По сейсмограммам измеряются амплитуды волн вдоль всего профиля. В отдельных точках встречаются значительные изменения амплитуд. Такие «выскики» точки исключаются из обработки. Измеренные амплитуды волн по различным стоянкам сейсмографов наносятся на полулогарифмическую сетку ($x, \ln A$). Затем путем подбора аппроксимирующих прямых по всем интервалам (стоянкам) определяют вероятнейшее значение амплитуды в опорных (корреляционных) точках. Этот подбор обычно проводится графическим способом. Аппроксимация на отдельных сложных участках, где имеется значительный разброс наблюдаемых данных, проводится аналитическим способом (по методу наименьших квадратов). После того как определены амплитуды в опорных точках, производится параллельное перемещение отрезков прямых, и получается непрерывный график изменения амплитуд вдоль всего профиля (фиг. 1, а).

$$\begin{aligned} y_1 &= f(x) = B_0' + B_1' x_1, \\ y_2 &= f(x) = B_0'' + B_1'' x_2, \\ &\vdots \\ y_n &= f(x) = B_0^{(n)} + B_1^{(n)} x_n. \end{aligned} \quad (5)$$

Смещая параллельно отрезки прямых в начало координат (фиг. 2), освобождаемся от переменных свободных членов $B'_0, B'_1, \dots, B'^{(n)}_0$ системы уравнений (5)

$$\begin{aligned} y_1 &= B'_1 x_1, \\ y_2 &= B'_1 x_2, \\ &\dots \dots \dots \\ y_n &= B'^{(n)}_1 x_n. \end{aligned} \quad (6)$$



Фиг. 2. Совместная обработка прямолинейных амплитудных графиков:

Тонкие линии — аппроксимирующие прямые; штриховые линии — прямые, параллельно смещенные в начало координат; толстые линии — вероятнейшее положение искомой прямой в этом интервале.

Для определения искомого значения коэффициента B составляется нормальное уравнение аналогично (3)

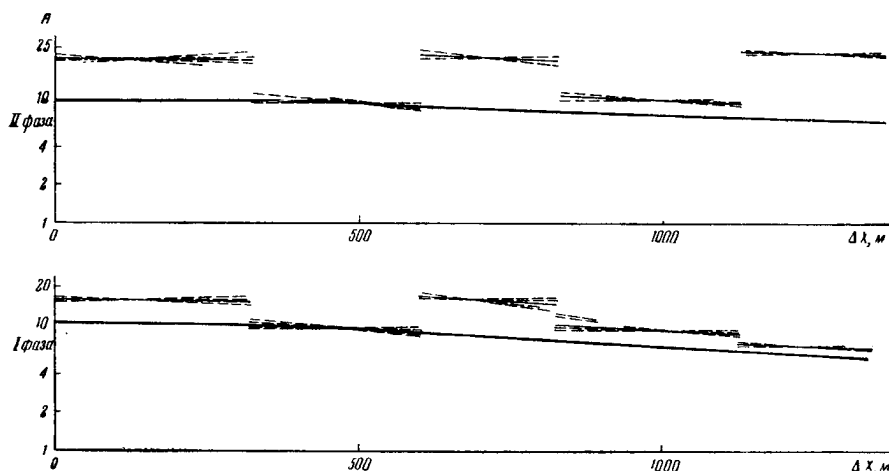
$$[\Sigma y = B \Sigma x]. \quad (7)$$

Решив уравнение (7), найдем значение коэффициента B и тем самым определим вероятнейшее положение искомой прямой в этом интервале (фиг. 2)

$$B = \frac{\Sigma y}{\Sigma x}. \quad (8)$$

Получив аналогичные прямые для других интервалов (стоянок) и переме-

щая их параллельно (до совмещения общих точек), получим осредненный непрерывный амплитудный график изменения амплитуды с расстоянием (фиг. 3).



Фиг. 3. Осредненные графики изменения амплитуд волны с расстоянием.

Штриховые линии — аппроксимирующие прямые, полученные из разных пунктов взрыва; тонкие линии — вероятнейшее положение прямой, определенной в выбранном интервале; толстые линии — осредненный непрерывный амплитудный график.

Об осреднении данных при построении графиков амплитуд сейсмических волн 193

Совместная обработка серии амплитудных графиков возможна только при определенных ограничениях относительно строения среды, для которой ищутся такие осредненные зависимости. Совместная обработка возможна в том случае, если границы раздела близки к горизонтальным, скорости не изменяются по площади и зона малых скоростей характеризуется приблизительно постоянной мощностью и постоянной скоростью. При проведении экспериментальных исследований в одном из районов Западной Украины, характеризующемся отмеченными особенностями (см. [6]) была проведена совместная обработка амплитудных данных. Предложенный способ осреднения позволил установить основные закономерности изменения амплитуд отраженных волн, регистрируемых в районе работ, с расстоянием.

ВЫВОДЫ

1. Предложен способ построения амплитудных кривых $\ln A = f(x)$ основанный на осреднении амплитудных графиков в пределах каждой стоянки сейсмографов отрезками прямых с последующей увязкой осредняющих прямых вдоль всей линии профиля. Данный способ осреднения амплитудных данных может быть использован только при определенных ограничениях относительно строения среды, когда можно предположить, что на некотором интервале (например, занимаемом стоянкой приборов) амплитудная кривая $\ln A = f(x)$ мало отличается от прямой линии.

2. Предложенный способ позволяет исключить ошибки в построении одиночных и разностных амплитудных графиков, которые возможны при увязке амплитуд только по записям корреляционных приборов.

3. При осреднении наблюдаемых графиков $\ln A = f(x)$ исключается случайный разброс амплитудных данных.

4. Осреднение амплитудных данных целесообразно проводить при изучении основных закономерностей для значительного диапазона расстояний, когда можно поступиться рассмотрением влияния локальных неоднородностей строения среды.

5. При определении осредненной зависимости изменения амплитуд волн в функции расстояния для целого геологического района предложен способ совместной обработки одиночных осредненных графиков, построенных для разных пунктов взрыва и на различных профилях.

6. Указанные способы осреднения опробованы в процессе обработки полевых материалов. При этом получены, в основном, удовлетворительные результаты.

ЛИТЕРАТУРА

1. И. С. Берзон. Об определении показателя степени функции расхождения для преломленных волн по экспериментальным данным. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1951, № 4.
2. Ю. И. Васильев. Об определении коэффициента поглощения сейсмических волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1951, № 4.

3. А. М. Е п и н а т ь е в а. Способ построения карт изоамплитуд преломленных волн. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 35, 1956.
 4. А. М. Е п и н а т ь е в а. О преломленных волнах в средах со слабой скоростной дифференциацией. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1955, № 4.
 5. Ю. В. Р и з н и ч е н к о. О расхождении и поглощении сейсмических волн. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 35, 1956.
 6. С. П. С т а р о д у б р о в с к а я. К методике приближенных расчетов теоретических сейсмограмм волн, возникающих в тонкослоистых средах. Наст. сборник.
 7. К. П. Я к о в л е в. Математическая обработка результатов измерений. ГИТТИ, 1950.
 8. Н. Н. П у з ы р е в. Применение численных методов осреднения при определении скоростей по годографам отраженных волн. Прикл. геофиз., вып. 16, Гостоптехиздат, 1957.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

Т. Г. Иванова

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ВЛИЯНИИ СЛОЯ В ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ РАЗРЕЗА НА УГЛЫ ВЫХОДА ВОЛН РАЗЛИЧНОЙ ЧАСТОТЫ

Приведены экспериментальные данные об изменении кажущихся углов выхода волн при настройке аппаратуры на регистрацию различных частот. Экспериментальные данные получены при сейсмической разведке на участке с неоднородным строением верхней части разреза. Сделана попытка использовать изменение кажущихся углов выхода волн в функции частоты регистрируемых колебаний для определения зависимости средней скорости \bar{V} от глубины H .

При наблюдениях на границе однородного упругого полупространства кажущийся угол выхода \bar{e} сейсмической радиации, измеренный по компонентам смещения, не равен истинному углу выхода e , т. е. углу между направлением распространения волны в среде и горизонтальной плоскостью¹. Различие кажущегося и истинного углов выхода происходит вследствие интерференции падающей волны и отраженных волн, возникающих при падении ее на свободную поверхность. Величина кажущегося угла выхода \bar{e} зависит от соотношения скоростей продольных и поперечных волн в среде и направления распространения фронта падающей волны [1].

Если среда не является однородной, кажущийся угол выхода сейсмической радиации будет, кроме того, функцией ее строения. Например, если на поверхности полупространства лежит слой, он будет оказывать влияние на кажущийся угол выхода волны. Влияние слоя будет неодинаковым при различном соотношении скоростей распространения упругих волн в слое и полупространстве, а также при разном соотношении длины волны λ и мощности слоя H . Это явление представляет собой результат интерференции большого количества волн, возникающих в слое [1, 2]. Таким образом, в случае неоднородного строения среды должно наблюдаться изменение кажущегося угла выхода волны при настройке аппаратуры на регистрацию колебаний различной частоты.

¹ Величины дополнительных углов $90^\circ - e$ и $90^\circ - \bar{e}$ носят название, соответственно, истинного и кажущегося углов падения сейсмической радиации.

При больших длинах сейсмических волн, регистрируемых в сейсмологии, на величины кажущихся углов выхода волн оказывают влияние в основном осадочная толща и так называемые гранитный и базальтовый слои. При сейсмической разведке используются значительно более высокие частоты (соответственно меньшие длины волн), поэтому на кажущиеся углы выхода волн могут оказывать влияние отдельные слои внутри осадочных пород.

Известно, что истинный угол выхода e сейсмической радиации связан со скоростью V_1 в верхнем слое формулой Бенндорфа

$$\cos e = \frac{V_1}{V^*}, \quad (1)$$

где V^* — кажущаяся скорость распространения фронта волны вдоль поверхности наблюдений. Если угол выхода e искажен вследствие неоднородного строения среды, то значение V_1 , вычисленное по этой формуле, будет представлять собой эффективную скорость в некотором поверхностном слое, влияющем на угол выхода волны. Поскольку величина угла выхода зависит от частоты f волны, мощность слоя, влияющего на кажущийся угол выхода, различна для колебаний с разной длиной волны.

Г. А. Гамбурцевым в 1954 г. была высказана идея о возможности использования зависимости кажущегося угла выхода сейсмической волны от длины волны для изучения скоростного строения верхней части среды. В связи с этим возникла задача получить зависимость $\bar{e}(f)$ экспериментальным путем. Такая зависимость получена по данным Волго-Уральской экспедиции Института физики Земли АН СССР при сейсмических исследованиях КМПВ на Русской платформе (1954—1956 гг.). Целью настоящей статьи является описание результатов измерений углов выхода волн при этих работах и обсуждение возможности использования $\bar{e}(f)$ для определения закона изменения средней скорости упругих волн с глубиной.

§ 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ВЛИЯНИИ НЕОДНОРОДНОГО СТРОЕНИЯ СРЕДЫ НА УГЛЫ ВЫХОДА СЕЙСМИЧЕСКИХ ВОЛН

Теоретические данные. Наиболее часто встречающийся при сейсмических исследованиях случай неоднородного строения среды — это случай одного или нескольких слоев с малой скоростью распространения упругих волн в верхней части разреза. Задача о влиянии слоя с малой скоростью, лежащего на полупространстве, на кажущиеся углы выхода продольных волн в общем виде рассматривалась Е. Ф. Саваренским [2]. Поскольку кажущийся угол выхода определяется по соотношению компонент смещения волны в момент наступления первого максимума, Е. Ф. Саваренский на основании анализа явлений интерференции, происходящих в слое, дал следующую оценку для максимальной и минимальной величины мощности слоя, влияющего на кажущийся угол выхода волны.

Наибольшей мощностью слоя ($h_{\text{макс}}$) можно считать такую его величину, при которой момент наступления первого максимума смещения продольной волны совпадает с моментом вступления поперечной волны PS , образующейся на нижней границе слоя (т. е. когда разность времен прихода волн PP и PS составляет четверть периода ($T/4$) регистрируемых колебаний). Все волны других типов, возникающие при прохождении продольной волны через слой, регистрируются позже волны PS (предполагается, что отношение V_P/V_S не слишком велико) и не влияют на форму продольной волны в пределах $\Delta t = T/4$ от момента ее вступления. При $h > h_{\text{макс}}$ первый максимум смещения продольной волны и вступление поперечной волны разделены во времени, и интерференционные явления в интервале $\Delta t = T/4$ полностью отсутствуют.

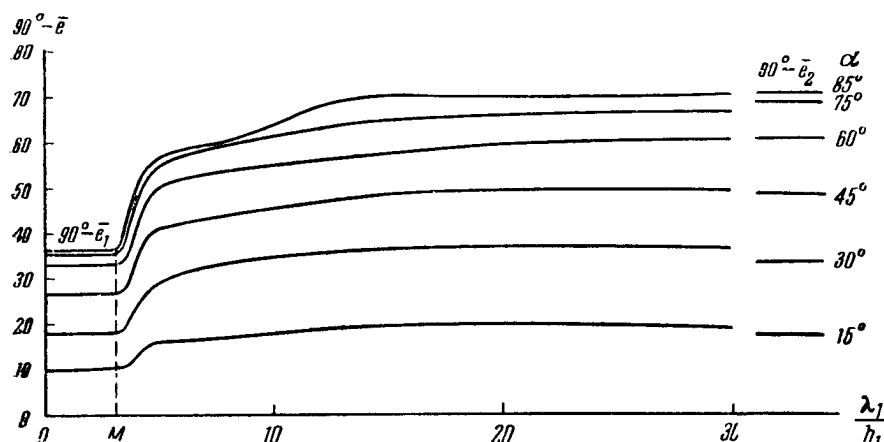
Минимальная величина влияющего слоя есть предел, при котором смещения в волне, подходящей к слою, и смещения, наблюдаемые на свободной поверхности слоя, отличаются так мало, что различиями их в пределах точности можно пренебречь.

В работе [2] даны формулы, позволяющие оценить степень искажения кажущихся углов выхода за счет влияния поверхностного слоя. Для одного из примеров строения среды (Пулково), где на гранитном массиве залегает слой глины мощностью $h = 0,5 \text{ км}$ ($V_2/V_1 \approx 3$), Е. Ф. Саваренским было проведено сопоставление наблюдаемых углов выхода волн при регистрации колебаний с периодом T порядка 4—8 сек и значений кажущихся углов выхода, рассчитанных при помощи этих формул. Сопоставление показало, что слой осадочных пород мощностью 0,5 км практически не влияет на величину кажущегося угла выхода сейсмических волн, в то время как его присутствие в верхней части разреза должно было бы существенно изменить направление подхода волны к поверхности наблюдения. Например, если волна падает на слой под углом $\alpha = 45^\circ$, то угол выхода волны, вычисленный по законам геометрической сейсмологии, должен быть равен 75° .

Л. Н. Малиновская [3], используя тот же принцип интерференции волн, образующихся в слое, методом суммирования отдельных волн исследовала зависимость кажущихся углов выхода \bar{e} от длины волны. Ею были построены графики изменения кажущихся углов падения ($90^\circ - \bar{e}$) волны на свободную границу от соотношения длины волны λ_1 в слое к мощности слоя h_1 при различных углах α падения продольной волны на нижнюю границу слоя и различных соотношениях скоростей продольных волн в слое (V_1) и полупространстве (V_2). Расчеты производились для случаев $V_2/V_1 = 1,3; 1,8; 2,5$. Принятое значение $\frac{V_P}{V_S}$ равно $\sqrt{3}$. Графики дают возможность проследить характер изменения кажущихся углов падения при различных λ_1 (соответственно при разных используемых частотах). Один из таких графиков представлен на фиг. 1.

Расчеты, выполненные в этой работе, позволили Л. Н. Малиновской сделать следующие выводы:

1. Когда длина волны сравнительно мала ($\lambda < 2h$), слой ведет себя как толстый (кажущийся угол падения волны равен углу $90^\circ - \bar{e}_1$ между направлением распространения волны в слое и вертикалью, исправленному за влияние свободной поверхности). При очень больших λ ($\lambda > 15h$) волна проходит, как бы не замечая слоя, т. е. кажущийся угол падения волны на свободную поверхность равен $90^\circ - \bar{e}_2$. Во всем интервале значений



Фиг. 1. Зависимость кажущегося угла падения $90^\circ - \bar{e}$ продольной волны от соотношения длины волны λ_1 в слое к мощности h_1 слоя при различных углах α падения волны на нижнюю границу слоя. График построен для случая двуслойной среды с отношением скоростей $\frac{V_2}{V_1} = 1,8$ (по Л. Н. Малиновской [5]).

$90^\circ - \bar{e}_1$ — значения кажущихся углов падения, соответствующие направлению распространения волны в слое; $90^\circ - \bar{e}_2$ — значения кажущихся углов падения волны при отсутствии слоя.

λ_1 от очень малых до очень больших величины углов падения, плавно изменяясь, принимают промежуточные значения между двумя предельными случаями. Кривая зависимости угла падения $90^\circ - \bar{e}$ от отношения $\frac{\lambda_1}{h_1}$ может иметь даже некоторый экстремум, наиболее отчетливый при небольших значениях α .

2. Изменение кажущихся углов падения волны на свободную поверхность при наличии слоя с малой скоростью происходит неравномерно. Существует область особенно резких изменений углов $90^\circ - \bar{e}$. При неизменных параметрах среды (V_2/V_1) эта область практически не зависит от величины угла α падения волны на нижнюю границу слоя. При различных отношениях V_2/V_1 границы области несколько сдвигаются по оси λ_1/h_1 , чем больше различие скоростей в слое и полупространстве, тем при меньших длинах волн начинает сказываться влияние слоя на значения измеряемых кажущихся углов падения. Область резких изменений значений углов падения волн находится в интервале λ_1/h_1 равном 2—14. Наиболее резкое изменение углов происходит при λ_1/h_1 порядка 2—6.

Графики показывают также, что чем больше величина отношения скоростей в полупространстве и слое V_2/V_1 и чем больше угол α падения волны на нижнюю границу слоя, тем в больших пределах может изменяться кажущийся угол падения $90^\circ - \bar{\epsilon}$ волны на свободную границу и тем легче это изменение может быть обнаружено.

Аналогичные графики были получены Л. Н. Малиновской и для случая двух слоев с малой скоростью, лежащих на полупространстве.

Экспериментальные данные. Влияние слоистости в верхней части земной коры на углы выхода сейсмической радиации впервые было отмечено в 1932 г. японским сейсмологом Сузуки [4], который при регистрации землетрясений заметил уменьшение углов выхода для волн, имеющих больший период. Однако он не смог правильно объяснить полученную закономерность.

В 1947 г. Е. Ф. Саваренский [5] сделал попытку определить скорость в верхнем слое на участке, где под осадочными породами мощностью 0,5 км залегают гранитный и базальтовый слои значительно большей мощности. Величина V_1 , вычисленная Саваренским по формуле Бенндорфа, оказалась значительно больше скорости в осадочных породах и даже больше скорости в гранитах, но меньше, чем в базальте. Отклонение вычисленного значения V_1 от истинной величины скорости в поверхностном слое тоже указывало на наличие интерференционных явлений в верхних слоях Земли.

Итак, известные теоретические и экспериментальные данные показывают, что наличие в верхней части разреза слоя со скоростью упругих волн, отличной от скорости в подстилающей среде, может оказывать весьма существенное влияние на величины кажущихся углов выхода сейсмических волн. Этот эффект практически должен выражаться в постепенном и довольно значительном изменении кажущихся углов выхода с изменением частоты регистрируемых волн. Наиболее резко это изменение происходит при определенных значениях отношения длины волны к мощности слоя. В связи с этим можно ожидать, что при проведении сейсмических исследований влияние неоднородного строения верхней части разреза на кажущиеся углы выхода волн будет отмечено, если интервал регистрируемых частот соответствует области значений λ_1/h_1 , при которых происходит резкое изменение кажущихся углов выхода. Теоретические расчеты дают возможность установить наиболее выгодный диапазон частот для того, чтобы заметить изменение кажущихся углов выхода при различном строении среды.

Об использовании углов выхода волн при сейсмических исследованиях для изучения скоростного строения среды. В 1913 г. Б. Б. Голицын впервые обработал данные о кажущихся углах выхода сейсмической радиации с целью изучения строения Земли. Он вычислил скорости распространения упругих волн в глубоких слоях Земли по изменению кажущегося угла выхода волны при различных эпицентральных расстояниях [6]. Скорость

упругих волн в верхних слоях Б. Б. Голицын принимал постоянной и пользовался при расчетах некоторой средней величиной V_1 .

Позже Е. Ф. Саваренский [5] использовал формулу Бенндорфа для определения скорости V_1 в поверхностном слое (дифференциальный метод). Метод Саваренского основан на замене величины $1/V^*$ отношением разности времен регистрации сейсмической волны двумя соседними сейсмическими станциями к разности эпицентральных расстояний для данного землетрясения.

Г. А. Гамбурцев и Е. И. Гальперин предложили [7] вычислять кажущуюся скорость по годографам угловой позиционной установки, а угол выхода волны с помощью азимутальной установки с наклонными сейсмографами. Определение скорости упругих волн в верхней части разреза, основанное на совместном использовании данных азимутальных и позиционных наблюдений в одной точке, позволяет значительно повысить точность измерений V^* и углов выхода волн. Эта методика может применяться и при сейсмической разведке, где кроме угловых установок можно использовать позиционные наблюдения на продольных профилях.

В работе [7] делается допущение, что при неоднородном строении верхней части разреза значение V_1 , определенное по формуле (1), представляет собой эффективную скорость в некотором поверхностном слое мощностью порядка длины волны в этом слое. Основываясь на этом, Г. А. Гамбурцев высказал предположение о возможности использования зависимости кажущегося угла выхода волны от частоты волны для определения изменения средней скорости упругих волн с глубиной. Ниже приводятся экспериментальные данные, полученные при сейсмической разведке, подтверждающие предположение Г. А. Гамбурцева, и изложены некоторые способы интерпретации зависимости $\bar{e}(f)$.

§ 2. УСЛОВИЯ ЭКСПЕРИМЕНТА И АППАРАТУРА

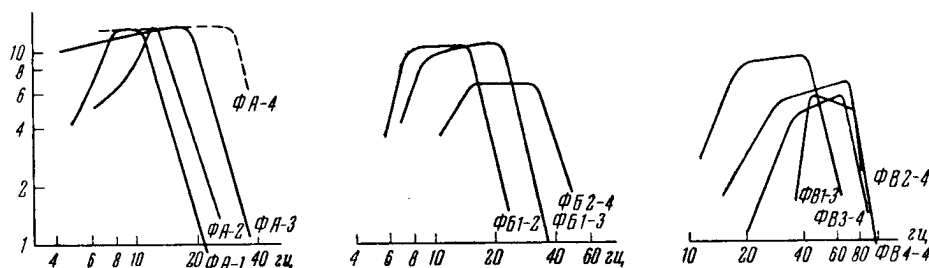
Экспериментальные данные получены при азимутальных наблюдениях, которые были включены в комплекс исследований по разработке методики разведки кристаллического фундамента [8] и по изучению обменных волн, описанных в [9].

Сейсмогеологические условия. Разрез района работ представляет собой мощную (2—3 км) толщу осадочных пород с практически горизонтальным залеганием слоев, которая подстилается кристаллическим фундаментом.

Верхняя часть разреза сложена песчано-глинистыми отложениями, в отдельных слоях которых скорость продольных упругих волн постоянна и в общем увеличивается с глубиной. Как показали специальные исследования, в самом поверхностном слое скорость равна 200—300 м/сек; в первых десятках метров она изменяется в пределах 600—1100 м/сек; в интервале глубин 100—200 м скорость равна 2300 м/сек и при H равном 200—300 м составляет 2700 м/сек. Вследствие такого распределения скоростей в этой части разреза наблюдается резкое возрастание

средней скорости \bar{V} с глубиной, что подтверждается графиком $\bar{V}(H)$, построенным по данным сейсмокаротажа (фиг. 7). Ниже залегает мощная, около 1500 м, толща карбонатных пород со скоростью $V_{\text{п}} = 5500$ м/сек и подстилающая ее терригенная толща со скоростью $V_{\text{п}} = 3500$ м/сек и мощностью от нескольких сот метров до 1500 м.

Отношение скоростей распространения продольных V_P и поперечных V_S упругих волн в целом для верхней терригенной толщи составляет около двух.



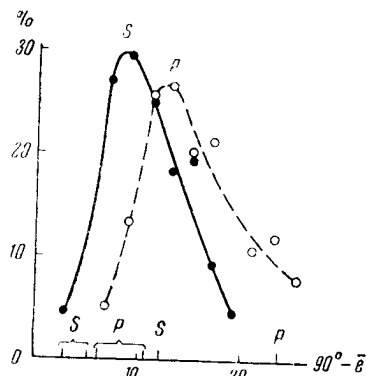
Фиг. 2. Частотные характеристики аппаратуры.

Основные преломляющие границы в районе работ: поверхность кристаллических пород ($V_r = 6200$ м/сек) и отдельные горизонты в осадочной толще ($V_r = 6000—6200$ м/сек). Ряд границ являются благоприятными для образования обменных волн. В связи с этим при сейсмических исследованиях на записи вертикальной (Z) и горизонтальной (X) компонент смещения почвы регистрируется большое количество продольных и обменных волн различных типов [9].

Аппаратура и методика наблюдений. При полевых наблюдениях использовались две сейсмические станции с большим набором частотных характеристик в диапазоне частот 8—70 гц. Обе станции разработаны в Ин-те физики Земли АН СССР О. И. Ковалевым. Одна сейсмическая станция описана в [8]. Частотные характеристики второй станции приводятся на фиг. 2. В качестве сейсмоприемников применялись электродинамические сейсмографы СЭДС с собственной частотой $f_{\text{рез}}$ около 11—13 гц и СП-15 с $f_{\text{рез}} = 11$ гц.

Определение углов выхода волн производилось при помощи восьми-приборных азимутальных установок обычного типа [10]. Углы φ наклона оси прибора в установке к горизонту составляли 60° для измерения углов выхода продольных волн PPP и 15° для измерения углов выхода обменных волн PPS и $PPPS$ (см. ниже). С целью повышения точности измерений при азимутальных наблюдениях большое внимание уделялось подбору сейсмографов по чувствительности. Для этого проверялась идентичность приборов в наклонном положении (φ равно 60 и 15°), причем сравнивались чувствительности сейсмографов при различных регистрируемых частотах. Разброс чувствительности сейсмографов во всем диапазоне используемых частот не превышал 10%.

Азимутальные наблюдения проводились одновременно с позиционными наблюдениями по КМПВ. Это позволило провести надежное распознавание типов регистрируемых волн и определить значения кажущихся скоростей различных волн, необходимые в дальнейшем для интерпретации экспериментальных данных [8]. Большинство измеренных углов падения волн получено на разобщенных участках профиля и лишь сравни-



Фиг. 3. Кривые распределения наблюдаемых значений кажущихся углов падения $90^\circ - \epsilon$ для продольных волн PPP (P) и обменных волн типов PPS и $PPPS$ (S).

Кружком обозначено количество измеренных значений углов падения продольных волн; черной точкой — количество измеренных значений углов падения обменных волн; кривые на фиг. осредняют экспериментальные данные. По оси абсцисс фигурной скобой отмечены расчетные значения углов падения волн при $V_{P_1} = 600-1100$ м/сек; и вертикальным штрихом при $V_{P_1} = 2300$ м/сек (для волн P). Расчетные значения углов падения волн, поперечных в последней части пути, вычислены

$$\text{при } \frac{V_P}{V_S} = 2,0.$$

тельно небольшое число наблюдений при различных частотных характеристиках аппаратуры проведено в одной и той же точке. Диапазон преобладающих частот регистрируемых колебаний при использовании различных частотных характеристик аппаратуры составлял 12—35 гц. Всего было произведено около 200 измерений углов падения преломленных волн разных типов. Интерпретация азимутальных сейсмограмм проводилась по методике, описанной в работах [10, 11].

§ 3. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

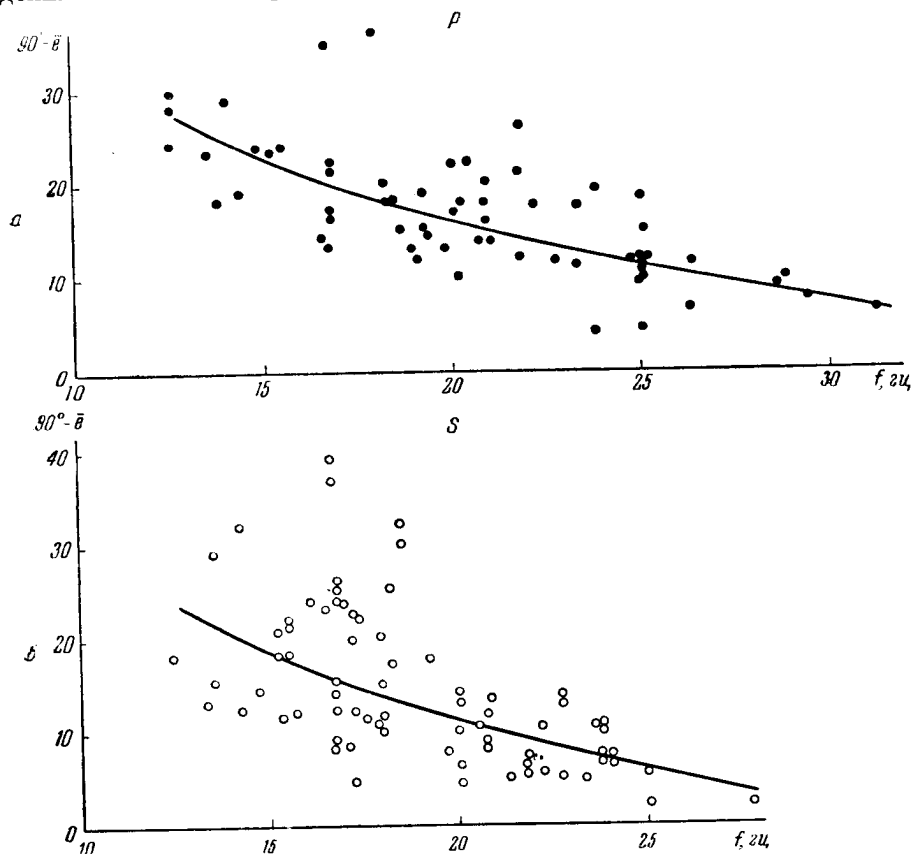
В районе работ кроме чисто продольных преломленных волн (PPP) было зарегистрировано несколько обменных волн (PPS и $PPPS$), которые изменили свой тип на глубоких границах раздела сред и верхнюю часть разреза в области выхода сейсмической радиации прошли в качестве поперечных волн.

Благодаря согласному залеганию почти всех преломляющих границ и близким значениям граничных скоростей (см. § 2) наблюдались весьма малые различия в кажущихся скоростях V^* отдельных волн

как продольных, так и обменных. Поэтому для выяснения вопроса о влиянии строения верхней части разреза на кажущиеся углы падения сейсмических волн на поверхность наблюдений все углы падения волн первой группы, т. е. волн PPP (так же как и волн второй группы), рассматриваются в совокупности независимо от того, каким преломляющим границам соответствуют эти волны и на каких участках профиля они зарегистрированы.

Наблюдаемые углы падения продольных и обменных волн. Графики распределения кажущихся углов падения продольных (P) и обменных (S) волн приведены на фиг. 3. Для сопоставления углов падения $90^\circ - \epsilon$ волн различных типов были использованы данные, полученные при

частотных характеристиках аппаратуры с полосой пропускания частот от 8 до 20 гц, при которых проведено больше всего азимутальных наблюдений. Как и следовало ожидать, величины углов падения обменных волн заметно сдвинуты в сторону меньших значений по сравнению с углами падения волн *PPP*. Пресобладающее большинство обменных волн имеет

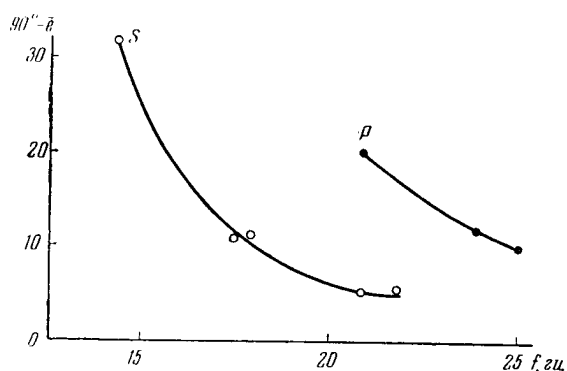


Фиг. 4. Графики зависимости кажущихся углов падения $90^\circ - \bar{\epsilon}$ продольных волн *PPP* (а) и обменных волн типов *PPS* и *PPPS* (б) от частоты регистрируемых волн.

углы падения порядка $5-15^\circ$, в то время как углы падения волн *PPP* находятся, главным образом, в интервале $10-20^\circ$. На оси абсцисс графика отмечены значения истинных углов падения продольных и обменных волн, рассчитанные для двух случаев: а) скорость продольных волн в верхней части разреза $V_{P_1} = 600-1100$ м/сек и б) $V_{P_1} = 2300$ м/сек (см. § 2). Поправка в наблюдаемые величины углов падения за счет влияния свободной поверхности при соотношении V_P/V_S , равном двум, в верхнем слое для значений углов падения до 20° не превышает $30'$ [1]. Следовательно, при однородном строении среды наблюдаемые кажущиеся углы падения должны были бы практически совпадать со значением истинного угла падения для

верхнего слоя. Между тем на графике отмечается значительное (на несколько градусов) расхождение наблюдаемых величин $90^\circ - \bar{\epsilon}$ и истинных углов падения. Подавляющее большинство измеренных углов падения заключено между двумя значениями, полученными расчетным путем. Этот факт указывает на то, что в данных условиях (при существующем строении среды и при используемых частотных характеристиках аппаратуры) на поверхности наблюдений регистрируются сложные интерференционные колебания.

Зависимость углов падения от преобладающих частот волн. Графики зависимости углов падения различных волн от преобладающих частот колебаний (фиг. 4, а и б), на которых сведены все экспериментальные данные, показывают:



Фиг. 5. Зависимость кажущихся углов падения продольной (P) и обменной (S) волн от преобладающих частот регистрируемых колебаний при наблюдениях в одной точке профиля.

1) увеличению частоты соответствует уменьшение углов падения как продольных, так и обменных волн;

2) в пределах частот 12—35 гц, при которых производились измерения, углы падения продольных и обменных волн изменяются в среднем на 20° ;

3) во всем интервале регистрируемых частот значения углов падения обменных волн PPS и $PPPPS$ в основном меньше, чем углы падения продольных волн PPP .

Покажем, что отмеченные различия в величинах углов падения волн различной частоты превышают возможные ошибки их определения. Погрешность в определении периода волны на сейсмограмме невелика и составляет около 5%. Таким образом, при наблюдаемом изменении преобладающих периодов колебаний на записи почти в три раза точность построенных графиков зависит преимущественно от точности определения углов падения волн. Для оценки погрешности в определении величины угла падения при помощи азимутальной установки воспользуемся расчетами, сделанными Ю. В. Тимошиным [12]. Полученная им зависимость предельной абсолютной ошибки от величины угла падения показывает, что при любых параметрах азимутальной установки при разбросе в чувствительности сейсмографов 5% для встречающихся в районе работ значений углов падения ($5-25^\circ$) величина такой максимальной ошибки не превышает $5-7^\circ$. Очевидно, что наблюдаемое изменение средних значений углов падения на 20° не может быть связано с погрешностями измерений. Довольно значительный разброс точек на экспериментальных графиках (фиг. 4, а и б) объясняется, по-видимому, в основном тем, что графики являются

сводными и объединяют результаты, полученные на значительной площади, в разных участках которой строение верхней среды могло несколько изменяться. При наблюдениях в одной точке угол падения каждой волны, как правило, плавно уменьшается при увеличении частоты волны (фиг. 5). Это согласуется с характером теоретического графика, приведенного на фиг. 1, и, следовательно, является косвенным доказательством отсутствия серьезных ошибок при определении углов падения волны.

Таким образом, экспериментальные данные показывают, что в случае неоднородного строения верхней части разреза, в частности, при возрастании средней скорости распространения упругих волн с глубиной, наблюдается изменение кажущихся углов падения (или выхода) волн в зависимости от частоты регистрируемых колебаний. Для получения этой зависимости необходимо, чтобы преобладающие частоты регистрируемых волн изменялись в широких пределах.

§ 4. ОБ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ЗАВИСИМОСТИ КАЖУЩЕГОСЯ УГЛА ПАДЕНИЯ ВОЛНЫ ОТ ЧАСТОТЫ РЕГИСТРИРУЕМЫХ КОЛЕБАНИЙ

Рассмотрим некоторые возможности интерпретации зависимости кажущегося угла падения волны от частоты регистрируемых колебаний с целью определения скоростного строения верхней части среды. При горизонтально-слоистом строении среды кажущаяся скорость V^* преломленной волны равна граничной скорости V_r , и формула (1) принимает вид

$$V_{эф} = V_r \cos e. \quad (2)$$

Величина эффективной длины волны находится из формулы

$$\lambda_{эф} = V_{эф} T = V_r T \cos e. \quad (3)$$

где T — преобладающий период волны.

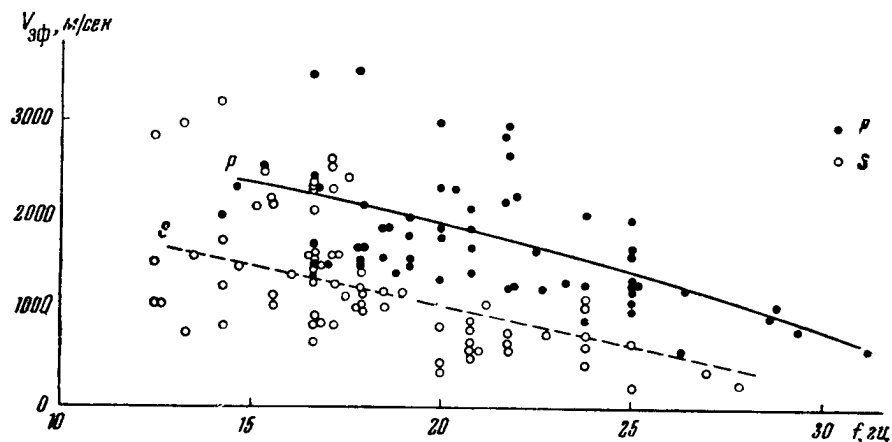
Величину $\cos e$ можно заменить значением $\cos \bar{e}$ или $\sin(90^\circ - \bar{e})$, так как в нашем случае влияние свободной поверхности на углы падения волн практически отсутствует.

С помощью формулы (2) каждому углу падения $90^\circ - \bar{e}$, зависящему в свою очередь от частоты, можно поставить в соответствие определенное значение эффективной скорости $V_{эф}$ и таким образом найти зависимость $V_{эф}$ от частоты f .

Построенный график $V_{эф}(f)$ приведен на фиг. 6. График показывает, что для более низкочастотных колебаний вычисленные значения эффективных скоростей как продольных, так и поперечных волн возрастают. Отношение величин скоростей продольных и поперечных волн по осредненным кривым $V_{эф}(f)$ для одних и тех же частот в среднем составляет 1,5—2,0, т. е. примерно равно соотношению скоростей V_P/V_S в верхней части разреза. Это свидетельствует о том, что эффективные скорости, вычисленные по кажущимся углам падения продольных и обменных

волн равной частоты, соответствуют, по-видимому, слою одинаковой мощности.

Сопоставление экспериментальных данных с данными сейсмокаротажа. Представляло большой интерес проверить правильность предположения Г. А. Гамбурцева о соотношении мощности слоя, влияющего на кажущийся угол выхода волны, и длины регистрируемой волны (см. § 1). Чтобы примерно оценить мощность слоя, которому соответствует в условиях данного разреза каждое значение скорости $V_{эф}$, зависимость $V_{эф}(f)$ была



Фиг. 6. Зависимость эффективной скорости $V_{эф}$ продольных (P) и поперечных (S) волн в «поверхностном» слое от частоты регистрируемых волн. На графике нанесены осредненные кривые $V_{эф}(f)$ для обеих групп волн.

пересчитана с помощью формулы (3) в график зависимости $V_{эф}$ от эффективной длины волны $\lambda_{эф}$. При построении графика $V_{эф}(\lambda_{эф})$ для продольных волн использованы также значения $V_{эф}$, вычисленные нами в результате обработки азимутальных сейсмограмм, полученных с более высокочастотной аппаратурой в соседнем районе, но примерно с таким же сейсмогеологическим строением [13]. Измерялись углы выхода продольных преломленных волн, соответствующих верхней границе карбонатной толщи с граничной скоростью $V_r = 5500$ м/сек. Преобладающие частоты волн, регистрируемых при этих работах, составляли 50 гц и более. Сводный экспериментальный график $V_{эф}(\lambda_{эф})$ для продольных волн и зависимость $\bar{V}(H)$, полученная по данным сейсмокаротажа, были наложены друг на друга (фиг. 7). Хорошо видно, что обе зависимости имеют одинаковый характер. Это позволяет сделать вывод о том, что в районе работ кажущийся угол падения преломленных волн PPP действительно определяется значением средней скорости в верхнем слое мощностью примерно равной эффективной длине волны $\lambda_{эф}$. Особенно наглядно это иллюстрируется графиком $H(\lambda_{эф})$ (фиг. 8). Таким образом, для продольных волн предположение Г. А. Гамбурцева в данном случае подтверждается.

Для волн, прошедших верхнюю часть разреза в качестве поперечных, трудно установить характер связи $\lambda_{\text{эф}}$ с H , не имея данных о скоростях волн S . Поэтому аналогичная оценка была сделана приближенно. Так как в районе работ в верхних слоях $V_P/V_S = 2,0$, на основании данных сейсмокаротажка о скоростях продольных волн была построена зависимость $\bar{V}(H)$ для поперечных волн (фиг. 7). При сопоставлении графиков $V_{\text{эф}}(\lambda_{\text{эф}})$ и $\bar{V}(H)$ для поперечных волн оказалось, что наилучшее совпадение их ($V_{\text{эф}} = \bar{V}$) достигается, если $H = 2\lambda_{\text{эф}}$, т. е. отношение $H/\lambda_{\text{эф}}$ равно отношению V_P/V_S скоростей продольных и поперечных волн в среде. Соответствующий график $H(\lambda_{\text{эф}})$ для поперечных волн приведен на фиг. 8. Возможно, полученный результат для поперечных волн является частным, не типичным случаем, и ему не следует придавать большого значения.

Для разных сред соотношение между длиной регистрируемой волны и мощностью слоя, влияющего на угол падения волны, может быть, очевидно, несколько различным. Так при больших значениях H ($H > 100$ м) наблюдается увеличение отношений $H/\lambda_{\text{эф}}$ как для продольных (фиг. 7), так и для поперечных волн (фиг. 7, 8). Если бы это соотношение изменялось в сравнительно небольших пределах, и практически можно было бы считать $H/\lambda_{\text{эф}} = \text{const}$ для каждого типа волн, определение $\bar{V}(H)$ на основании известной зависимости $V_{\text{эф}}(\lambda_{\text{эф}})$ не вызвало бы никаких трудностей. Вопрос о соотношении $\lambda_{\text{эф}}$ и H может быть решен при накоплении достаточного количества экспериментальных данных.

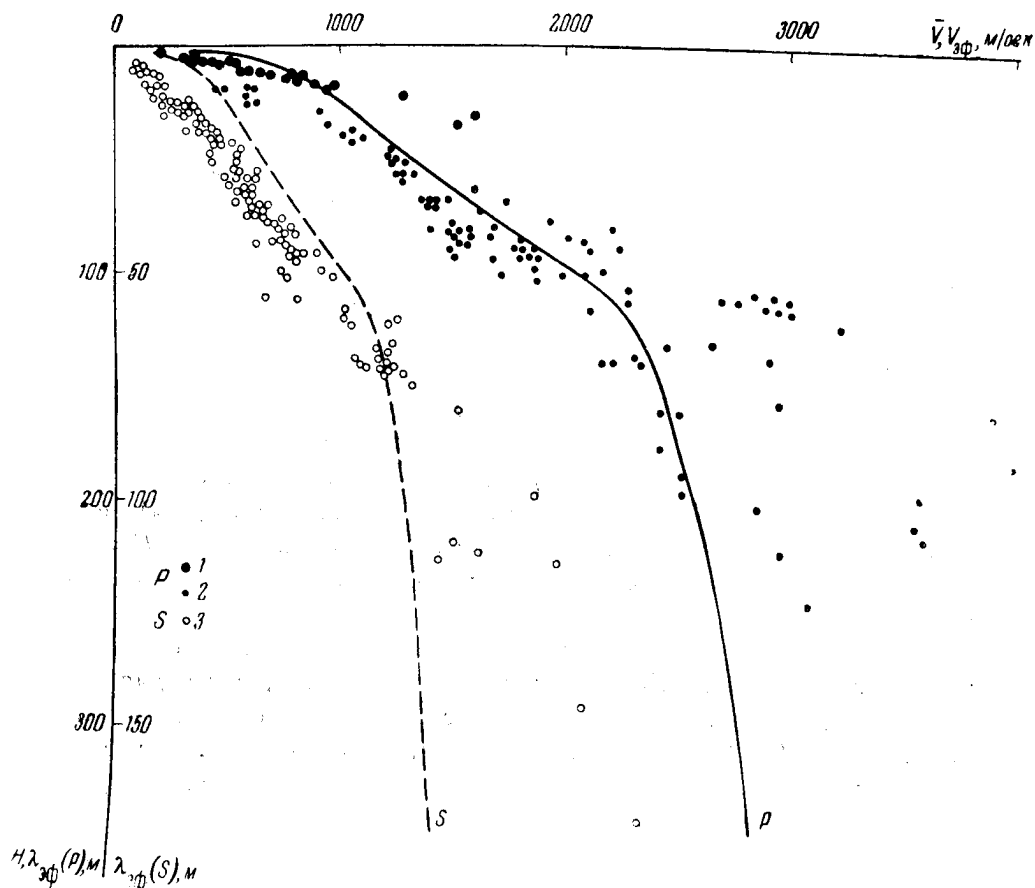
Таким образом, полученные экспериментальные данные показывают, что характер графиков $V_{\text{эф}}(\lambda_{\text{эф}})$ как для продольных, так и для поперечных волн, в общих чертах определяет зависимость средней скорости с глубиной $\bar{V}(H)$. Следовательно, зависимость $V_{\text{эф}}(\lambda_{\text{эф}})$ для любых типов волн можно использовать для определения скорости \bar{V} , если предварительно установить примерное соответствие между $\lambda_{\text{эф}}$ и мощностью влияющего слоя в данном районе путем сопоставления графика $V_{\text{эф}}(\lambda_{\text{эф}})$ с сейсмокаротажными данными об изменении \bar{V} с глубиной. Этот способ интерпретации является весьма приближенным и может применяться лишь для грубых оценок характера зависимости $\bar{V}(H)$.

Сопоставление экспериментальных данных с теоретически рассчитанной зависимостью угла падения 90° — от отношения длины волны к мощности слоя. Более точным и надежным способом интерпретации является сопоставление полученных экспериментальных зависимостей с кривыми, которые могут быть рассчитаны теоретически для различных типов строения среды.

Рассмотрим возможность решения обратной задачи на примере двухслойной среды, т. е. для наиболее простого случая строения разреза. Допустим, что на полупространстве со скоростью распространения продольных волн V_2 лежит слой мощностью h_1 со скоростью V_1 . Отношение скоростей V_P/V_S в слое известно. Задача заключается в том, чтобы

на основании полученной экспериментальной зависимости кажущегося угла падения волны от частоты регистрируемых колебаний определить параметры среды V_1 , V_2 и h_1 .

Решение данной задачи основано на сопоставлении характера экспериментальных зависимостей с расчетными графиками типа графика,



Фиг. 7. График изменения средней скорости \bar{V} продольных (P) и поперечных (S) волн с глубиной H и графики зависимости $V_{эф}$ от $\lambda_{эф}$ для продольных и поперечных волн.

Кривые нанесены по данным сейсмокаротажа; точки — по данным метода частотных сейсмических зондирований

1 — результаты, полученные с более высокочастотной аппаратурой; 2, 3 — результаты, полученные в Волго-Уральской экспедиции.

приведенного на фиг. 1. Для двуслойной среды способом, которым пользовалась Л. Н. Малиновская [3], может быть рассчитана серия графиков зависимости кажущегося угла падения $90^\circ - \bar{e}$ от отношения λ_1/h_1 для любых значений V_2/V_1 и V_P/V_S и при различных углах α падения волны на нижнюю границу слоя.

Величину λ_1/h_1 можно представить в виде

$$\frac{\lambda_1}{h_1} = CT, \quad (4)$$

где $C = \frac{V_1}{h_1} = \text{const.}$

Прологарифмировав предыдущее равенство, получим

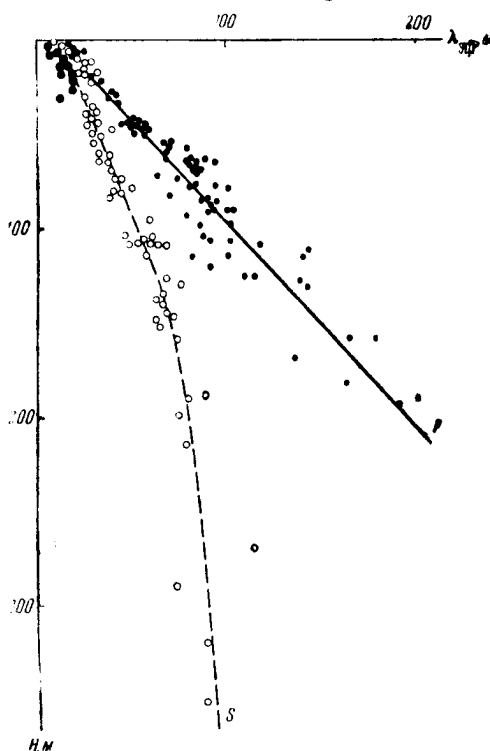
$$\log \frac{\lambda_1}{h_1} = \log C + \log T.$$

Следовательно, экспериментальный график зависимости $90^\circ - \bar{e}$ от $\log T$ и теоретическая кривая изменения $90^\circ - \bar{e}$ в функции $\log \frac{\lambda_1}{h_1}$, построенная для данного случая строения среды, должны иметь одинаковую форму и будут сдвинуты по оси абсцисс друг относительно друга на величину, равную $\log C$. Тогда процесс интерпретации можно представить следующим образом. Строится зависимость наблюдаемых углов $90^\circ - \bar{e}$ в функции $\log T$. Затем из группы теоретических кривых, построенных для данного значения V_P/V_S , выбирается кривая, которая наилучшим образом совпадает по форме с экспериментальной зависимостью. По величине смещения осей координат при наложении теоретического и экспериментального графиков определяется постоянная C .

V_1 находится из формулы (1) по значению угла падения, измеренного при регистрации колебаний с малым периодом, когда еще не происходит изменения угла с частотой и угол падения волны определяется только скоростью в верхнем слое, т. е. равен углу $90^\circ - e_1$.

V_2 при известном значении V_1 определяется по величине отношения V_2/V_1 , для которого построен теоретический график, совпавший с наблюдаемым графиком.

¹ Имеется в виду, что период волны, распространяющейся в слое, и период интерференционного колебания, которое регистрируется на свободной поверхности, отличаются несущественно.



Фиг. 8. График зависимости мощности N влияющего слоя от эффективной длины $\lambda_{эф}$ продольных (P) и поперечных (S) волн.

h_1 при известных величинах V_1 и C можно определить по формуле (4).

Описанный способ не применялся для интерпретации приведенных в этой работе экспериментальных данных, так как они получены в районе с многослойным строением верхней части разреза.

При более сложном строении среды с большим количеством слоев, очевидно, тоже можно разработать аналогичные способы интерпретации экспериментальной зависимости угла выхода волны от частоты регистрируемых колебаний. Для этого прежде всего необходимо рассчитать соответствующие теоретические кривые для различных типов строения среды. В настоящей статье этот вопрос не рассматривается.

ВЫВОДЫ

При проведении азимутальных наблюдений с использованием различных частотных характеристик аппаратуры отмечено следующее:

1. Измеренные значения кажущихся углов выхода \bar{e} продольных и обменных продольно-поперечных преломленных волн не совпадают с расчетными величинами истинных углов выхода для данного сейсмогеологического разреза, в которые введена поправка, учитывающая влияние свободной поверхности наблюдений.

2. Значения кажущихся углов выхода волн уменьшаются при увеличении преобладающих частот регистрируемых колебаний. В пределах частот 12—35 гц , при которых производились измерения, значения \bar{e} волн различных типов изменяются в среднем на 20° , что несомненно превышает погрешности их определения.

Оба факта являются следствием влияния неоднородного строения верхней части разреза на кажущиеся углы выхода сейсмических волн, подходящих снизу как в качестве продольных, так и в качестве поперечных.

Зависимость кажущихся углов выхода сейсмических волн от преобладающих частот волн может быть использована для определения закона изменения средней скорости \bar{V} с глубиной H . Приближенный способ интерпретации зависимости $\bar{e}(f)$ с целью определения скоростного строения среды может быть основан на сопоставлении величин эффективных скоростей продольных и поперечных волн в поверхностном слое, вычисленных по значениям кажущихся углов выхода волн различных типов, с известными данными сейсмокаротажа. Возможность точного решения обратной задачи заключается в сопоставлении теоретических и экспериментальных графиков $\bar{e}(f)$. В статье предложен точный способ интерпретации при наиболее простом строении среды: в случае слоя, лежащего на полупространстве.

Этот метод определения $\bar{V}(H)$ в принципе аналогичен разновидности частотного электромагнитного зондирования переменным током, когда при наблюдениях в одной точке при изменении частоты тока получается удельная проводимость слоя различной мощности, выраженной в долях длины волны [14]. Поэтому изучение кажущихся углов выхода волн при

настройке аппаратуры на регистрацию различных частот с целью определения скоростной характеристики разреза можно называть частотным сейсмическим зондированием (ЧСЗ).

ЧСЗ аналогично также измерению зависимости скорости от глубины на основании изучения дисперсии скоростей поверхностных волн. Отличие частотного сейсмического зондирования заключается в существенно различном характере получаемых результатов. Наблюдения над поверхностными волнами позволяют производить интегральную оценку мощности слоев на большом протяжении, в то время как при частотном сейсмическом зондировании можно получить сведения о строении верхней части разреза в «точке» наблюдения, непосредственно на участке, где производится измерения кажущихся углов выхода волн.

Изменение кажущихся углов выхода сейсмических волн при настройке аппаратуры на регистрацию различных частот в достаточно большом диапазоне может быть использовано для определения скоростной характеристики верхней части разреза при сейсмических исследованиях КМПВ, ГСЗ и в сейсмологии. Для проведения более уверенной интерпретации и повышения надежности получаемого скоростного разреза среды целесообразно комбинированное использование данных об углах выхода продольных и обменных волн. Кроме того, это может дать некоторые сведения для более полной характеристики разреза, например, отношение скоростей продольных и поперечных волн в среде.

В дальнейшем необходимо накопление экспериментальных данных о зависимости кажущихся углов выхода сейсмических волн от преобладающих частот волн для районов с различным сейсмогеологическим строением, а также разработка вопросов интерпретации для более сложного строения разреза.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Е. Ф. Саваренский, Д. И. Кириос. Элементы сейсмологии и сейсмометрии. ГИТТЛ, 1949.
2. Е. Ф. Саваренский. Об углах выхода сейсмической радиации и некоторых смежных вопросах. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 14 (142), 1952.
3. Л. Н. Малиновская. К вопросу о расчете теоретических сейсмограмм интерференционных колебаний. В сб. Вопросы динамической теории распространения сейсмических волн. III, ИГУ, 1959.
4. T. Suzuki. On the angle of incidence of the initial motion observed at Hongô and Mitaka. Bull. Earthquake Res. Inst. Tokyo. Univ., v. 10, pt. 3, 1932.
5. Е. Ф. Саваренский. По поводу дифференциального метода в сейсмологии и об углах выхода сейсмической радиации в Пулково. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 1 (128), 1948.
6. В. В. Galitzine. Sur l'angle d'émergence des rayons seismiques. Изв. Пост. центр. сейсм. комиссии Росс. Академии наук, т. VII, вып. 2, 1915.
7. Г. А. Гамбурцев, Е. И. Гальперин. Методика работ по корреляционному изучению землетрясений. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1954, № 1.
8. Ю. И. Васильев, О. И. Ковалев, И. С. Пархоменко. Об исследовании кристаллического фундамента методом преломленных волн в условиях неполного экранирования. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1958, № 3, 5.

9. Ю. И. В а с и л ь е в. Изучение обменных преломленных волн при сейсмической разведке. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 3.
 10. Г. А. Г а м б у р ц е в, Е. И. Г а л ь п е р и н. Азимутальные сейсмические наблюдения с наклонными сейсмографами. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1954, № 2.
 11. Е. И. Г а л ь п е р и н. Азимутальный метод сейсмических наблюдений. Гос-топтехиздат, 1955.
 12. Ю. В. Т и м о ш и н. Некоторые вопросы теории азимутальных установок. Науч. зап. Львов. политехн. ин-та, вып. XLVI, серия геологоразв., 1956, № 1.
 13. И. С. Б е р з о н, Г. Н. П а р и й с к а я, С. П. С т а р о д у б р о в с к а я. О регистрации высокочастотных отраженных волн на Русской платформе. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 6.
 14. Д. Н. Ш а х с у в а р о в. Методика интерпретации электромагнитного поля. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 5.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

И. С. Берзон

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ГОДОГРАФОВ ОБМЕННЫХ ОТРАЖЕННЫХ ВОЛН

Предложены способы определения скоростей V_S распространения поперечных волн по годографам обменных отраженных волн в случае однослойной и двуслойной покрывающей среды. При помощи предложенных способов одновременно можно определить тип зарегистрированных обменных волн. Приведены примеры расшифровки типов обменных волн и определения скоростей V_S по экспериментальным годографам обменных волн.

Сейсмический метод отраженных волн в его современном виде основан на регистрации продольных отраженных волн, соответствующих различным границам раздела. Однако, наряду с продольными волнами в ряде случаев на записях отмечаются и обменные (продольно-поперечные) отраженные волны. Изучение и использование указанных волн может значительно расширить возможности метода отраженных волн, подобно тому, как изучение обменных преломленных волн типа *PPS* (Ю. И. Васильевым [1]) уже в настоящее время расширило возможности корреляционного метода преломленных волн.

Первой работой, специально посвященной обсуждению вопроса об обменных отраженных волнах, явилась статья Г. А. Гамбурцева [2]. В указанной работе на основании данных теории плоских волн и физических соображений были рассмотрены условия, благоприятные для возбуждения и регистрации обменных отраженных волн и показано, что обменные волны могут быть использованы при сейсмической разведке. В работе Ю. В. Ризниченко [3] предложены способы построения разрезов по годографам обменных отраженных волн, основанные на использовании метода полей времен. При этом предполагается, что скорости продольных и поперечных волн в среде известны.

В работе Риккера и Лина [4] приведены экспериментальные полевые данные по регистрации обменных отраженных волн при помощи горизонтальных низкочастотных сейсмоприемников (собственная частота 1—1,5 гц). Обменные волны были зарегистрированы на расстояниях, равных двойной или тройной глубине отражающей границы. В статье показано,

что, регистрируя обменные волны типа PS , можно изучать резкие границы раздела скоростей, залегающие под толщей рыхлых отложений.

В работе Е. И. Гальперина [5] показано, что отраженные волны, поперечные в последней части пути и, по-видимому, относящиеся к обменным волнам, отмечаются на небольших расстояниях от пункта взрыва и в ряде случаев являются основной причиной нарушения корреляции продольных отраженных волн.

В работах по моделированию сейсмических волновых процессов (например, [6—8]) также отмечается наличие отраженных волн типа PS , но подробно особенности этих волн пока еще не изучены.

Теоретические исследования в области решения динамических задач теории упругости, опубликованные в последнее время [9, 10], показали, что обменные отраженные волны при резких различиях в скоростях контактирующих сред могут обладать значительной интенсивностью, в ряде случаев соизмеримой с интенсивностью продольных отраженных волн. Эти результаты несомненно стимулируют дальнейшие экспериментальные исследования по изучению обменных отраженных волн и их использованию в сейсмической разведке. В настоящее время такие экспериментальные исследования проводятся в отделе сейсмических методов разведки Института физики Земли АН СССР. Для интерпретации экспериментальных данных необходимо разработать методы, позволяющие определять типы зарегистрированных обменных отраженных волн и вычислять скорости распространения поперечных волн по их годографам. В настоящей статье такие способы предложены для некоторых простейших случаев строения среды и приведены примеры их опробования на полевых экспериментальных данных по регистрации обменных отраженных волн.

§ 1. ОБ ЭФФЕКТИВНЫХ СКОРОСТЯХ, ОПРЕДЕЛЯЕМЫХ ПО ГОДОГРАФАМ ОБМЕННЫХ ОТРАЖЕННЫХ ВОЛН

Рассмотрим случай одной горизонтальной отражающей границы M , покрытой однородной средой мощностью H со скоростью распространения продольных волн V_P и поперечных волн V_S . Пусть с этой границей связано возникновение обменных отраженных волн типа PS . Траектория OAB лучей этой волны показана на фиг. 1. Углы α и β падения и отражения в этом случае связаны зависимостью

$$\frac{\sin \alpha}{\sin \beta} = \frac{V_P}{V_S}. \quad (1)$$

Покажем, что время пробега волны по этой траектории совпадает с временем пробега отраженной волны в двуслойной покрывающей среде, состоящей из слоев со скоростями распространения упругих волн, равными V_P и V_S и одинаковыми мощностями, равными $H/2$. На фиг. 1 проведем горизонтальную линию N на половине глубины H залегания границы M . Пусть эта линия представляет собой верхнюю границу в двуслойной среде; скорость выше границы N примем равной V_P , а ниже

ее — V_S или наоборот (перемена порядка слоев не влияет на величину времени пробега). Траектория отраженной волны, прошедшей через двухслойную покрывающую среду, представится ломаной $OCDEB$. На границе N волна преломится, и угол, образуемый лучом с вертикалью, согласно закону преломления, определится из условия

$$\sin \beta_1 = \sin \alpha \frac{V_S}{V_P}, \quad (2)$$

т. е. угол β_1 равен углу отражения β , определяемому из равенства (1). Отсюда следует, что отрезок CD равен отрезку BJ , отрезок CA равен отрезку EB , а отрезок AJ — отрезку ED .

Следовательно, время пробега обменной волны PS по пути OAB равно времени пробега волны $PSSP$ по пути $OCDEB$ в двухслойной среде, состоящей из двух слоев одинаковой мощности со скоростями, равными V_P и V_S . Эффективная скорость, определяемая по географу обменной волны, должна быть равна эффективной скорости, определяемой по географу волны в случае двухслойной среды.

Из работы [11] известно, что предельная эффективная скорость $V_{эф}$ в двухслойной среде выражается формулой

$$V_{эф}^2 = V_1^2 \frac{1 + mn}{1 + \frac{m}{n}}, \quad (3)$$

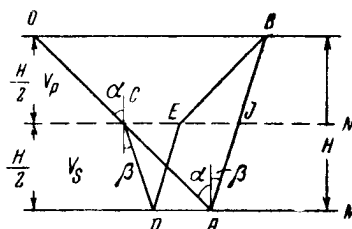
где m — отношение мощностей обоих слоев, n — отношение скоростей, а V_1 — скорость в верхнем слое.

В рассматриваемом случае волн типа PS , величина $m=1$; $V_1 = V_P$; $n = \frac{V_S}{V_P}$. Подставляя эти выражения в формулу (3), получим следующую зависимость между величинами:

$$V_{эф} = \sqrt{V_P V_S}, \quad (4)$$

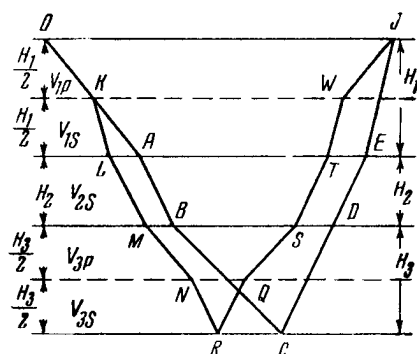
т. е. в случае однородной покрывающей среды эффективная скорость, определяемая по географу обменной волны, равна среднему геометрическому из скоростей продольных и поперечных волн.

Многослойная среда. При помощи построений, аналогичных сделанным на фиг. 1, можно показать, что в случае многослойной покрывающей среды траектории лучей обменных отраженных волн различных типов, асимметричные относительно вертикальной оси, проходящей через точку отражения, можно представить в виде траекторий, симметричных относительно указанной оси. Эти траектории состоят из таких же отрезков, как



Фиг. 1. Траектории лучей обменной отраженной волны PS в реальной среде (OAB) и в измененной модели среды ($OCDEB$).

и реальная траектория, только сгруппированы в ином порядке. Время пробега при этом, естественно, сохраняется неизменным. Число слоев в фиктивной среде, для которой строится симметричная траектория, больше, чем для реальной среды. Будем в дальнейшем схему строения этой фиктивной среды называть измененной моделью среды. Пусть общее число слоев в реальной среде, покрывающей отражающую границу, равно n . Пусть в k слоях волна распространяется на одной части своего пути (например, от источника до отражающей границы) как продольная, а на



Фиг. 2 Траектории сейсмических лучей обменной отраженной волны в многослойной реальной среде (OABCDEJ) и в измененной модели среды (OKLMNRQSTWJ).

другой части пути (например, от отражающей границы к приемнику) как поперечная. В остальных $n-k$ слоях тип волны на обеих частях ее пути одинаков (фиг. 2). В этом случае на измененной модели среды каждый i -й слой, в котором тип волны остается неизменным, будет также представлен одним слоем с присущей ему скоростью V_{iP} или V_{iS} — в зависимости от того, распространяется ли в нем волна как продольная или как поперечная. Каждый l -й слой, в котором тип волны на обоих участках пути различен, будет представлен двумя слоями с мощностями, равными $l/2$, и скоростями, равными V_{lP} и V_{lS} . В результате

измененная модель среды вместо n слоев будет содержать $n+k$ слоев. Эффективная скорость обменных волн, распространяющихся в реальной среде, будет равна эффективной скорости волн в измененной модели среды.

Таким образом, задача определения эффективных скоростей по годографам обменных отраженных волн сведена к задаче определения эффективных скоростей отраженных волн в слоистых средах, когда в каждом из слоев волна на обеих частях своего пути распространяется с одинаковой скоростью. Данная задача хорошо известна в методе продольных отраженных волн — разработаны способы определения эффективных скоростей в многослойных средах и исследованы возможности их использования для определения глубин [11]. Эти способы можно применять и при интерпретации годографов обменных отраженных волн.

§ 2. ОБ ОТНОШЕНИИ ВРЕМЕН ПРОБЕГА ОБМЕННЫХ И ПРОДОЛЬНЫХ ВОЛН, СООТВЕТСТВУЮЩИХ ОДНОЙ И ТОЙ ЖЕ ОТРАЖАЮЩЕЙ ГРАНИЦЕ

В случае горизонтальной отражающей границы, залегающей под однородной покрывающей средой, время пробега продольной отраженной волны от источника до приемника, расположенного на расстоянии x от

источника, выражается формулой

$$t(PP) = \sqrt{\frac{4H^2 + x^2}{V_P}}. \quad (5)$$

Время пробега обменной волны можно представить в таком же виде, как время пробега волны в двуслойной среде с эффективной скоростью $V_{эф}$

$$t(PS) = \frac{\sqrt{4H_{эф}^2 + x^2}}{V_{эф}}, \quad (6)$$

где $H_{эф} = H(1 + \gamma)$, $\gamma = \frac{V_{эф} - V_m}{V_m}$ — отклонение эффективной скорости от скорости V_m по вертикали.

Отношение величин $t(PS)$ и $t(PP)$ можно представить в виде

$$\frac{t(PS)}{t(PP)} = \sqrt{\frac{4H^2(1 + \gamma)^2 + x^2}{4H^2 + x^2}} \frac{V_P}{V_{эф}} = (1 + \gamma) \frac{V_P}{V_{эф}} \sqrt{\frac{1 + \left[\frac{x}{2H(1 + \gamma)}\right]^2}{1 + \left(\frac{x}{2H}\right)^2}}. \quad (7)$$

При $x = 0$, т. е. у пункта взрыва, обменная волна PS не может быть зарегистрирована, так как при нормальном падении на отражающую границу продольной волны поперечная отраженная волна не может образоваться. Величина $t_0(PS)$, которая может быть найдена путем интерполяции между двумя ветвями годографа, расположенными по обе стороны от пункта взрыва, выражается формулой

$$t_0(PS) = \frac{2H(1 + \gamma)}{V_{эф}}. \quad (8)$$

Для продольной отраженной волны величина $t_0(PP)$ имеет вид

$$t_0(PP) = \frac{2H}{V_P}. \quad (9)$$

Отношение

$$\frac{t_0(PS)}{t_0(PP)} = (1 + \gamma) \frac{V_P}{V_{эф}}, \quad (10)$$

т. е. равно множителю, стоящему перед радикалом в выражении (7). Следовательно, (7) можно представить в виде

$$\frac{t(PS)}{t(PP)} = \frac{t_0(PS)}{t_0(PP)} q, \quad (11)$$

$$\text{где } q = \sqrt{\frac{1 + \left[\frac{x}{2H(1 + \gamma)}\right]^2}{1 + \left(\frac{x}{2H}\right)^2}}.$$

Рассматривая расстояния $x \leq H$, для которых в случае двуслойной среды можно считать $V_{эф} = \text{const}$ [11], разлагая числитель и знаменатель

в ряды и пренебрегая ввиду их малости членами, в которые $\frac{x}{2H}$ входит в степенях выше второй, получим следующее выражение для q :

$$q = \frac{1 + \frac{1}{2} \left[\frac{x}{2H(1+\gamma)} \right]^2}{1 + \frac{1}{2} \left(\frac{x}{2H} \right)^2}. \quad (12)$$

Для обычно встречающихся в реальных средах отношений $q = \frac{V_P}{V_S} = 2$

величина $\gamma \leq 6\%$. При $x = H$ и $\gamma = 6\%$, $q = 0,99$. Следовательно, с точностью достаточной для практических целей, можно считать, что $q \approx 1$ и

$$\frac{t(PS)}{t(PP)} \approx \frac{t_0(PS)}{t_0(PP)}. \quad (13)$$

Таким образом, определяя по годографам продольных и обменных волн величину $\frac{t(PS)}{t(PP)}$, мы тем самым с достаточной точностью определяем и величину $\frac{t_0(PS)}{t_0(PP)}$. Аналогичным путем можно показать, что выражение (13) справедливо и в случае многослойной среды, покрывающей отражающую границу. Величина $\frac{t_0(PS)}{t_0(PP)}$ в дальнейшем будет использована для определения типов обменных волн в некоторых случаях.

Отметим также, что в случае прерывистой корреляции обменных волн практическое постоянство отношения $\frac{t(PS)}{t(PP)}$ при изменении x до величины порядка H может быть использовано для идентификации обменных и продольных волн, соответствующих одной и той же отражающей границе.

В следующих параграфах рассматривается вопрос об определении скоростей распространения поперечных волн для некоторых типов строения среды.

§ 3. ОДНОРОДНАЯ ПОКРЫВАЮЩАЯ СРЕДА

Для обменных волн типа PS эффективная скорость $V_{эф}$ выражается формулой (4) и, следовательно, скорость V_S поперечных волн имеет вид

$$V_S = \frac{V_{эф}^2}{V_P}. \quad (14)$$

Отношение $k = \frac{V_P}{V_S}$ скоростей продольных и поперечных волн имеет вид

$$k = \left(\frac{V_P}{V_{эф}} \right)^2. \quad (15)$$

Следовательно, если известна скорость V_P продольных волн и эффективная скорость $V_{эф}$, то можно определить скорость V_S поперечных волн.

Скорость V_P может быть определена по годографам продольных отраженных волн или при помощи сейсмического каротажа скважин. В реальных средах средняя скорость V_P продольных волн обычно возрастает с глубиной. Для правильного выбора скорости V_P , необходимой для определения скорости V_S , предварительно нужно определить глубину H залегания отражающей границы, которой соответствует волна PS . Глубина $H_{эф}$ может быть определена по обычным способам, используемым в методе продольных отраженных волн, если задан годограф обменной волны и по нему вычислена эффективная скорость. При этом определяется не истинная, а эффективная глубина $H_{эф}$, отличающаяся от истинной на величину γ [11]; для отношений скоростей продольных и поперечных волн $k = 1,6 - 2,0$, обычно встречающихся в горных породах, γ изменяется от 3 до 6%. Поскольку указанные величины лежат в пределах точности определения $V_{эф}$, обычно достижимых на практике, то можно в определенную величину $H_{эф}$ ввести некоторую среднюю поправку $\gamma_{эф}$ и таким образом определить истинную глубину H . Зная H , по графику $V_P = V_P(H)$ можно определить скорость V_P продольных волн до границы, от которой получена обменная волна, а затем по формулам [14] и [15] вычислить V_S и k .

О точности определения отношения k скоростей. Для оценки точности в определении величины k можно путем дифференцирования выражения (15) получить следующую формулу для относительной погрешности $\frac{\Delta k}{k}$:

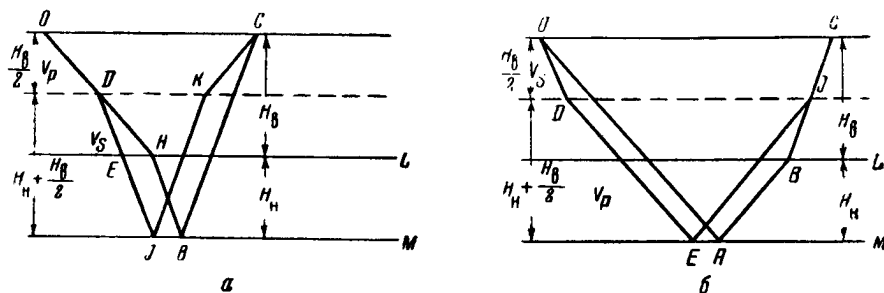
$$\frac{\Delta k}{k} = 2 \left(\frac{\Delta V_P}{V_P} - \frac{\Delta V_{эф}}{V_{эф}} \right). \quad (16)$$

Из формулы (16) видно, что величина $\frac{\Delta k}{k}$ зависит от относительных погрешностей в определении величин V_P и $V_{эф}$. В наиболее неблагоприятном случае, когда относительные погрешности $\frac{\Delta V_P}{V_P}$ и $\frac{\Delta V_{эф}}{V_{эф}}$ имеют различные знаки, абсолютная величина $\frac{\Delta k}{k}$ равна удвоенной сумме абсолютных величин $\frac{\Delta V_P}{V_P}$ и $\frac{\Delta V_{эф}}{V_{эф}}$. Так, например, при $\frac{\Delta V_P}{V_P} = 3\%$, а $\frac{\Delta V_{эф}}{V_{эф}} = -7\%$, $\frac{\Delta k}{k} = 20\%$. В этом случае, если знаки ошибок $\frac{\Delta V_P}{V_P}$ и $\frac{\Delta V_{эф}}{V_{эф}}$ одинаковы, абсолютная величина $\frac{\Delta k}{k}$ равна удвоенной разности абсолютных величин ошибок. Для приведенного выше примера, если знаки $\frac{\Delta V_P}{V_P}$ и $\frac{\Delta V_{эф}}{V_{эф}}$ одинаковы, $\left| \frac{\Delta k}{k} \right| = 8\%$. Таким образом, относительные ошибки в определении величины k несколько больше, чем относительные ошибки в определении эффективных скоростей по годографам продольных отраженных волн.

§ 4. ОДНОРОДНАЯ СРЕДА, В КОТОРОЙ ИМЕЕТСЯ ТОНКИЙ СЛОЙ, ЯВЛЯЮЩИЙСЯ ГРАНИЦЕЙ ОБМЕНА

Пусть в однородной среде, покрывающей отражающую границу M , имеется тонкий слой L (фиг. 3), практически не влияющий на величины средних и эффективных скоростей, но при преломлении на котором может происходить изменение типа волны. Рассмотрим вопрос об определении типов обменных волн в такой среде и об определении скоростей распространения поперечных волн.

Из всех возможных типов обменных волн, распространяющихся в данной среде, мы рассмотрим только следующие волны, распространяющиеся от источника в качестве продольных и подходящие к сейсмограммам в качестве поперечных: а) $P_B P_H S_H S_B$; б) $P_B S_H P_H S_B$; в) $P_B S_H S_H S_B$.



Фиг. 3. Траектории лучей обменных отраженных волн при наличии в однородной покрывающей среде тонкого слоя L , на котором происходит изменение типа волны.

а — траектории лучей волны $P_B S_H P_H S_B$ в реальной среде ($OABC$) и в измененной модели среды ($ODEJKC$); б — траектории лучей $P_B P_H P_H S_B$ в реальной среде ($OABC$) и в измененной модели среды ($ODEJKC$).

а) $P_B P_H P_H S_B$. Индексы «в» и «н» относятся соответственно к средам, расположенным выше и ниже тонкого слоя, причем, по условию $V_{P_B} = V_{P_H}$ и $V_{S_B} = V_{S_H}$. Время пробега волны типа $P_B P_H S_H S_B$ равно времени пробега волны $P_B S_H P_H S_B$, и, соответственно, равны эффективные скорости, определяемые по их годографам. Случай волны типа $P_B P_H S_H S_B$ аналогичен рассмотренному в предыдущем параграфе случаю волны типа PS в однородной среде. Поэтому в дальнейшем мы остановимся только на двух остальных типах волн $P_B S_H S_H S_B$ и $P_B P_H P_H S_B$.

В случае волн типов $P_B S_H S_H S_B$ и $P_B P_H P_H S_B$ измененные модели покрывающей среды можно представить в виде двуслойных сред (фиг. 3а, б) с различным отношением m мощностей слоев, в которых волна проходит в качестве поперечной и в качестве продольной. Пусть глубина тонкого слоя равна H_B , а глубина отражающей границы $H = H_B + H_H$, где H_H — мощность слоя, залегающего под тонким слоем. Обозначая на измененной модели среды мощности толщ, в которых волна распространяется в качестве поперечной и в качестве продольной, соответственно

через $h(S)$ и $h(P)$, можно записать следующие выражения для отношения мощностей $m = \frac{h(S)}{h(P)}$:

волна $P_B S_H S_B$

$$m = \frac{2H_H + H_B}{H_B}, \quad (17)$$

волна $P_B P_H P_B S_B$

$$m = \frac{H_B}{2H_H + H_B}. \quad (18)$$

Предельная эффективная скорость для волн обоих рассматриваемых типов выразится формулой

$$V_{эф}^2 = V_P^2 \frac{1 + \frac{m}{k}}{1 + mk}, \quad (19)$$

где $k = \frac{V_P}{V_S}$, а m в зависимости от типа волны выражается формулами (17) или (18).

Если положение в разрезе тонкого слоя, являющегося границей обмена, неизвестно, то при заданных величинах V_P и $V_{эф}$ в выражении (19) два неизвестных — m и k , и, следовательно, оно недостаточно для их определения. Для определения искомых величин m и k необходимо к уравнению (19) прибавить еще одно уравнение, связывающее величины m и k . С этой целью рассмотрим отношение времен пробега обменных и продольных волн, отразившихся от одной и той же границы раздела, залегающей ниже тонкого слоя на глубине $H = H_B + H_H$.

Отношение $\frac{t_0(P_B \dots S_B)}{t_0(PP)}$ для волн $P_B S_H S_B$ и $P_B P_H P_B S_B$. Из рассмотрения времен пробега t_0 обменных волн $P_B S_H S_B$ и $P_B P_H P_B S_B$ и продольной волны $P_B P_H P_H P_B$ (или сокращенно PP), соответствующих одной и той же границе раздела можно получить следующие соотношения:

$$\frac{t_0(P_B S_H S_B)}{t_0(PP)} = \frac{H_B}{2(H_H + H_B)} (1 + mk), \quad (20)$$

$$\frac{t_0(P_B P_H P_H S_B)}{t_0(PP)} = \frac{H_B}{2(H_H + H_B)} \frac{1}{m} (1 + mk). \quad (21)$$

Пользуясь формулами (17) и (18), можно выражения (20) и (21) представить в виде одного выражения

$$\frac{t_0(P_B \dots S_B)}{t_0(PP)} = \frac{mk + 1}{m + 1}. \quad (22)$$

Величина $\frac{t_0(P_B \dots S_B)}{t_0(PP)} = b$, как показано в § 2, может быть определена по годографам. Следовательно, в дополнение к уравнению (19), можно записать уравнение

$$\frac{mk + 1}{m + 1} = b. \quad (22')$$

Из двух уравнений (19) и (22') можно определить неизвестные m и k :

$$\left. \begin{aligned} k &= \frac{b-1}{1-ab}, \\ m &= \frac{(b-1)(1-ab)}{ab^2-1}, \end{aligned} \right\} \quad (23)$$

где $a = \left(\frac{V_{эф}}{V_P} \right)^2$.

По величине m можно определить тип обменной отраженной волны. При $m < 1$, $h(S) < h(P)$, и волна относится к типу $P_v P_n P_n S_v$. Определив по времени прихода волны и по величине эффективной скорости глубину $H = H_v + H_n$ отражающей границы, можно по формуле (18) определить глубину H_v границы обмена в покрывающей среде. При $m > 1$ волна относится к типу $P_v S_n S_n S_v$ и, после определения глубины H отражающей границы, глубина H_v границы обмена определится из формулы (17). Наконец, случай $m = 1$ соответствует типу волны $P_v P_n S_n S_v$ или, сокращенно, PS .

Таким образом, используя величины эффективных скоростей и отношение времен пробега обменных и продольных волн, соответствующих одной и той же отражающей границе, принципиально можно определить положение границы обмена в покрывающей среде, тип обменной волны и скорость V_S распространения поперечных волн.

О точности определения величин k и m . Главным источником ошибок в определении величин k и m являются ошибки в определении отношения b времен, которые обусловлены в основном, неточным определением разности времен между коррелируемой фазой волны и ее первым вступлением. Оценим, как зависят относительные погрешности в определении величин k и m от ошибки Δb в определении b . Формулы для ошибок $\frac{\Delta k}{k}$ и $\frac{\Delta m}{m}$, обусловленных ошибкой Δb , имеют вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{\Delta k}{k} &= \frac{1-a}{(1-ab)(b-1)} \Delta b, \\ \frac{\Delta m}{m} &= \frac{4ab - (ab^2 + 1)(a+1)}{(1-ab)(b-1)(ab^2-1)} \Delta b. \end{aligned} \right\} \quad (24)$$

Величина Δb , входящая в формулу (24), может быть представлена в виде

$$\Delta b = b \left(\frac{\Delta t(P \dots S)}{t(P \dots S)} - \frac{\Delta t(PP)}{t(PP)} \right). \quad (25)$$

Величина Δb , как видно из формулы (24), зависит от относительных ошибок в определении времен пробега продольных и обменных волн и от самой величины b . Максимальная погрешность Δb возможна в том случае, когда знаки относительных ошибок $\frac{\Delta t(P \dots S)}{t(P \dots S)}$ и $\frac{\Delta t(PP)}{t(PP)}$ различны. Однако в сейсморазведочной практике относительные погрешности в определении времен преимущественно имеют одинаковые знаки, так как

обычно выделить первые вступления отраженных волн на записи нельзя и более поздние фазы волны ошибочно принимаются за более ранние. Если величины $\frac{\Delta t(P \dots S)}{t(P \dots S)}$ и $\frac{\Delta t(PP)}{t(PP)}$ имеют одинаковые знаки, то ошибка пропорциональна разности указанных величин. Примем для простоты, что время пробега $t(PP)$ измеряется точно, а ошибка $\Delta t(P \dots S)$ в измерении времени прихода обменной волны равна периоду $T(P \dots S)$ колебаний обменной волны. Тогда

$$\Delta b = \frac{bT(P \dots S)}{t(P \dots S)} = \frac{T(P \dots S)}{t(PP)}.$$

Оценим относительные ошибки в определении величин k и m для следующих трех случаев:

1) тонкий слой расположен на глубине, равной половине глубины залегания мощного слоя, т. е. $H_B = H_H$, волна относится к типу $P_B P_H P_H S_B$;

2) расположение тонкого слоя такое же, как в случае 1, волна типа $P_B S_H S_H S_B$;

3) тонкий слой не является границей обмена, волна относится к типу $P_B P_H S_H S_B$. При расчетах примем $k = 2$, $T(P \dots S) = 0,03$ сек, $t(PP) = 1,0$ сек и, следовательно, $\Delta b = 0,03$.

Результаты расчетов сведены в табл. 1.

Таблица 1

Волна	$\frac{\Delta k}{k}$	$\frac{\Delta m}{m}$
$P_B P_H P_H S_B$	0,29	—0,58
$P_B S_H S_H S_B$	0,07	—0,39
$P_B P_H S_H S_B$	0,12	—0,36

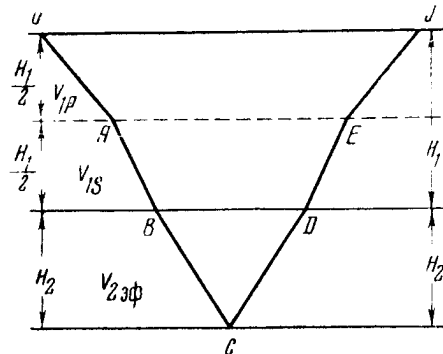
Из рассмотрения табл. 1 видно, что для волн всех рассмотренных типов величина m определяется с большой погрешностью и, следовательно, положение границы обмена и определение типа волны может быть уверенно сделано только в тех случаях, когда отношение b времен прихода определяется с большой точностью. Несмотря на неустойчивость определения границы обмена, величина отношения k скоростей для волн типа $P_B P_H S_H S_B$ (или просто PS) и $P_B S_H S_H S_B$ определяется с точностью, достаточной для практических целей, и только для волн типа $P_B P_H P_H S_B$, прошедших лишь небольшой путь в качестве поперечных, ошибка в определении k достигает больших величин.

§ 5. ДВУСЛОЙНАЯ ПОКРЫВАЮЩАЯ СРЕДА

Пусть среда, покрывающая отражающую границу, двуслойна. Обозначим скорости продольных и поперечных волн в этих слоях V_{1P} , V_{1S} , V_{2P} , V_{2S} ; мощность первого слоя H_1 , мощность второго слоя H_2 . Задаем

годограф обменной волны, тип которой в первой среде известен — на пути от источника до промежуточной границы — волна продольная, а на пути от промежуточной границы к приемнику — волна поперечная. Нужно определить тип волны во второй среде и отношение скоростей продольных и поперечных волн во втором слое, если заданы скорости V_{1P} , V_{1S} , V_{2P} и мощность H_1 .

Определив по годографу обменной волны эффективную скорость, можно определить эффективную глубину $H_{эф}$, а внося некоторую сред-



Фиг. 4. Измененная модель среды и траектории сейсмических лучей обменной волны для случая двуслойной среды, покрывающей отражающую границу. Тип волны во второй среде неизвестен.

нюю поправку, вычислить истинную глубину $H = H_1 + H_2$ отражающей границы. Зная H_1 , можно вычислить мощность H_2 второго слоя. Таким образом, мощности H_1 и H_2 обоих слоев можно считать известными. В этом случае можно представить измененную модель среды в виде трехслойной среды (фиг. 4), состоящей из следующих слоев: 1) слой мощностью $H_1/2$ со скоростью V_{1P} ; 2) слой мощностью $H_1/2$ со скоростью V_{1S} ; 3) слой мощностью H_2 с эффективной скоростью $V_{2эф} = \frac{V_{2P}}{k_{2эф}}$. Величина $k_{2эф}$ различна в

зависимости от типа волны. Если волна во втором слое обменная, то

при расстояниях $BD \leq H_2$ эффективная скорость практически равна предельной эффективной скорости $V_{2эф} = \sqrt{V_{2P} V_{2S}}$.

Следовательно,

$$\frac{V_{2P}}{k_{2эф}} = \sqrt{V_{2P} V_{2S}}. \quad (26)$$

Отсюда следует, что

$$k_{2эф} = \sqrt{\frac{V_{2P}}{V_{2S}}} = \sqrt{k_2}. \quad (27)$$

В случае, если волна во втором слое продольная, то $k_{2эф} = 1$, а в случае, если она поперечная, то

$$k_{2эф} = k_2.$$

Таким образом значения $k_{2эф}$ для волн различных типов следующие:

Продольная волна	...	1
Поперечная	»	k_2
Обменная	»	$\sqrt{k_2}$

Выражение для предельной эффективной скорости в случае трехслойной среды имеет вид

$$V_{\text{эф}}^2 = V_{1P}^2 \frac{1 + \frac{V_{1S}}{V_{1P}} + 2 \frac{H_2}{H_1} \frac{V_{2P}}{k_{2\text{эф}} V_{1P}}}{1 + \frac{V_{1P}}{V_{1S}} + 2 \frac{H_2}{H_1} \frac{V_{1P} k_{2\text{эф}}}{V_{2P}}} \quad (28)$$

Вводя обозначения

$$k_1 = \frac{V_{1P}}{V_{1S}}, \quad n = \frac{V_{2P}}{V_{1P}}, \quad m = \frac{H_2}{H_1},$$

представим (28) в виде

$$V_{\text{эф}}^2 = V_{1P}^2 \frac{1 + \frac{1}{k_1} + \frac{2mn}{k_{2\text{эф}}}}{1 + k_1 + \frac{2mk_{2\text{эф}}}{n}} \quad (29)$$

Обозначая $\left(\frac{V_{\text{эф}}}{V_{1P}}\right)^2 = a$, получим из (29) квадратное уравнение, для определения $k_{2\text{эф}}$. Физический смысл имеет только один корень этого уравнения

$$k_{2\text{эф}} = \frac{(1 - ak_1)(1 + k_1) + \sqrt{(1 - ak_1)^2(1 + k_1)^2 + 16m_1^2 k_1^2 a}}{4a \frac{m}{n} k_1} \quad (30)$$

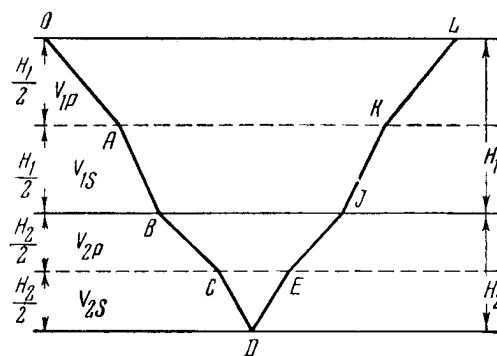
Если в результате вычислений будет получена величина $k_{2\text{эф}} = 1$, то, следовательно, волна во втором слое распространяется как продольная и относится к типу $P_1P_2P_2S_1$. Если будет получена величина $k_2 = 1,7-2,0$, обычная для отношения скоростей продольных и поперечных волн при глубинах залегания слоев, превышающих несколько десятков метров, то волна распространяется во втором слое как поперечная и относится к типу $P_1S_2S_2S_1$. Наконец, если будут получены значения $1 < k_2 < 1,4$, то волна во втором слое распространяется как обменная и относится к типу $P_1P_2S_2S_1$ или $P_1S_2P_2S_1$. В этом случае для оценки величины k_2 можно воспользоваться формулой (29), однако, следует иметь ввиду, что эта оценка приближенная. Если волна во втором слое обменная, то в формуле (28) нужно вводить поправочный коэффициент $1 + \gamma$ в величину мощности H_2 второго слоя и, следовательно, в величину отношения $H_2/H_1 = m$ мощностей обоих слоев. В этом случае для определения k_2 удобнее и точнее переходить к рассмотрению четырехслойной измененной модели среды.

Определение величины k_2 в случае четырехслойной измененной модели среды. Измененная модель среды показана на фиг. 5. Формула для предельной эффективной скорости в рассматриваемом случае имеет вид

$$V_{\text{эф}}^2 = V_{1P}^2 \frac{1 + \frac{1}{k_1} + mn \left(1 + \frac{1}{k_2}\right)}{1 + k_1 + \frac{m}{n} (1 + k_2)}, \quad (31)$$

где обозначения m , n , k_1 такие же, как были приняты раньше. Если указанные три величины, а также V_{1P} — известны, то, обозначая отношение $V_{2\Phi}^2 / V_{1P}^2 = a_1$, получим для k_2 следующее выражение:

$$k_2 = \frac{\left[(1 - ak_1)(1 + k_1) + mk_1 \left(n - \frac{a}{n} \right) \right] + \sqrt{\left[(1 - ak_1)(1 + k_1) + mk_1 \left(n - \frac{a}{n} \right) \right]^2 + 4a_1 k_1^2 m^2}}{2a \frac{m}{n} k_1} \quad (32)$$



Фиг. 5. Измененная модель среды и траектория сейсмических лучей волны $P_1P_2S_2S_1$ и $P_1S_2P_2S_1$ для случая двуслойной среды, покрывающей отражающую границу.

Порядок операций при вычислении k_2 следующий: по формуле (30) рассчитывается $k_{2\Phi}$. Если в результате расчетов получена величина $k_{2\Phi} < 1,4$, то это указывает на то, что волна во втором слое обменная. Тогда величину k_2 приблизительно можно оценить по формуле (30), а затем рассчитать более точно по формуле (32). Зная k_2 и V_{2P} , можно определить V_{2S} . Следует подчеркнуть, что по данным об эффективных скоростях можно установить, что волна во втором слое

обменная, но нельзя определить, относится ли она к типу $P_1P_2S_2S_1$ или $P_1S_2P_2S_1$.

§ 6. ДВУСЛОЙНАЯ ПОКРЫВАЮЩАЯ СРЕДА. ВЕЛИЧИНА k_1 НЕИЗВЕСТНА

В некоторых случаях двуслойной среды возможно, что регистрируются обменные отраженные волны только от нижней границы раздела, а обменные отраженные волны от верхней границы отсутствуют. В этом случае величина k_1 неизвестна и ее нужно определить совместно с величиной k_2 . Тогда в выражениях для $V_{2\Phi}$ имеется уже не одно, а два неизвестных — k_1 и k_2 . Для их определения необходимо к уравнению (29) или (31) прибавить еще одно уравнение, связывающее величины k_1 и k_2 с известными величинами. Используем в качестве второго уравнения отношение времен пробега для обменной и продольной волн, которое, как было показано в § 2, может быть определено по отношению времен указанных волн в точках, находящихся на расстояниях $x \leq H$ от источника.

Пусть тип волны во втором слое неизвестен. Поэтому сначала заменим реальную модель среды трехслойной моделью, в которой верхние два слоя имеют равные мощности $H_1/2$ и скорости соответственно равные V_{1P} и V_{1S} , и третий слой имеет мощность H_2 и эффективную скорость $V_2/k_{2\Phi}$. Из рассмотрения времен пробега обменной и продольной волн

следует, что отношение $\frac{t_0(P_1 \dots S_1)}{t_0(P_{1221})} = b$ выражается формулой

$$b = \frac{1}{2} \frac{1 + k_1 + \frac{2m}{n} k_{2\text{эф}}}{1 + \frac{m}{n}}. \quad (33)$$

Определяя $\frac{t(P_1 \dots S_1)}{t(P_{1221})}$ по годографам и обозначая его через b , получим систему из двух уравнений (29) и (33), из которой определяем $k_{2\text{эф}}$ и k_1

$$k_{2\text{эф}} = \frac{pq + 4m^2 - 1 - \sqrt{[pq - (4m^2 + 1)]^2 - 16m^2}}{4q \frac{m}{n}}, \quad (34)$$

$$k_1 = \frac{pq - 4m^2 + 1 + \sqrt{[pq - (4m^2 + 1)]^2 - 16m^2}}{2q}, \quad (35)$$

где $p = 2b\left(1 + \frac{m}{n}\right) - 1$, $q = 2ab\left(1 + \frac{m}{n}\right) - 1$.

Если в результате определения $k_{2\text{эф}}$ будет получена величина $k_{2\text{эф}} < 1,4$, то это показывает, что волна во втором слое обменная. Для более точного определения величин k_1 и k_2 в этом случае следует переходить к рассмотрению четырехслойной измененной модели среды (фиг. 5). Величины k_1 и k_2 при этом определяются из уравнения (31) и уравнения, связывающего отношение времен $\frac{t_0(P_1 P_2 S_2 S_1)}{(t_0 P_{1221})} = b$ с величинами m , n , k_1 , k_2 . В случае четырехслойной модели среды это отношение имеет вид

$$\frac{t_0(P_1 \dots S_1)}{t_0(P_{1221})} = b = \frac{1 + k_1 + \frac{m}{n} + \frac{m}{n} k_2}{2\left(1 + \frac{m}{n}\right)}. \quad (36)$$

Формулы для k_1 и k_2 имеют вид

$$k_2 = \frac{p'q' + m^2 - 1 - \sqrt{[p'q' - (m^2 + 1)]^2 - 4m^2}}{2 \frac{m}{n} q'}, \quad (37)$$

$$k_1 = \frac{p'q' - m^2 + 1 + \sqrt{[p'q' - (m^2 + 1)]^2 - 4m^2}}{2q'}, \quad (38)$$

где $p' = (2b - 1)\left(1 + \frac{m}{n}\right)$, $q' = 2ab\left(1 + \frac{m}{n}\right) - (1 + mn)$.

Пользуясь этими формулами, можно определить величины k_1 и k_2 для обоих слоев, покрывающих отражающую границу, а зная скорости продольных волн V_{1P} и V_{2P} , определить скорости поперечных волн V_{1S} и V_{2S} .

Отметим, что согласно расчетам величина k_2 определяется более точно в том случае, когда задана величина k_1 и, следовательно, когда нет необходимости в использовании отношения b времен пробега продольных и обменных волн.

§ 7. ПРИМЕРЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СКОРОСТЕЙ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПОПЕРЕЧНЫХ ВОЛН ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫМ ГОДОГРАФАМ ОБМЕННЫХ ОТРАЖЕННЫХ ВОЛН

В 1956 г. Институт Физики Земли АН СССР проводил в Западной Украине исследования по изучению динамических характеристик волн, отраженных от тонких слоев. При этих работах в числе других были поставлены эксперименты по регистрации обменных отраженных волн. Работы проводились под руководством автора настоящей статьи; в проведении экспериментов участвовали М. И. Рац-Хизгия, С. Н. Стародубровская, Л. И. Боканенко, Л. П. Винник, а в обработке материалов Л. И. Ратникова.

Геологическое строение района. Схематический разрез следующий. До глубины $H = 1350$ м залегают песчано-глинистые породы, характеризующиеся практически постоянной скоростью распространения продольных волн, равной 2500 м/сек. На глубине $H = 1350$ м залегает тонкий гипсоангидритовый слой с мощностью $l = 15$ м и граничной скоростью распространения продольных волн $V_p = 5000$ м/сек. Под указанным слоем до глубины $H = 1425$ м залегают песчано-глинистые породы с $V_p = 3600$ м/сек, а с глубины $H = 1425$ м — мергеля, со скоростью V_p , возрастающей с глубиной и достигающей 5500—6000 м/сек. На глубине $H \approx 1900$ м залегают юрские породы, представленные известняками. Границы, которым соответствуют опорные продольные отраженные волны — тонкий гипсоангидритовый слой (волна t_1) и поверхность известняков (волна t_2).

Аппаратура и методика регистрации обменных отраженных волн. Обменные волны — поперечные в последней части своего пути — регистрировались при помощи одиночных горизонтальных (Х) сейсмографов СПМ-16 и групп горизонтальных сейсмографов, состоящих из четырех сейсмографов, расположенных вдоль профиля на расстояниях $d = 10$ м друг от друга. При группировании в значительной степени подавлялись нерегулярные помехи, мешающие регистрации обменных волн. Одновременно с группированием применялся и смеситель (коэффициент смещения $q = 0,25$); сочетание группирования сейсмографов и смесителя позволило еще больше увеличить отношение амплитуд обменных волн к фону нерегулярных помех.

Регистрация обменных отраженных волн производилась на среднечастотной станции «Геофизика» СС-26-51-Д и на широкополосной аппаратуре, разработанной для частотного анализа сейсмических волн [12]. При работах на станции «Геофизика», главным образом, использовалась фильтрация 4 с максимумом частотной характеристики усилителей на частоте 37 гц. Наблюдения проводились на продольных профилях на расстояниях от пункта взрыва до 2,5 км. Расстояния между центрами групп равнялись 10 м (при работах на станции «Геофизика») и 20 м (при работах на широкополосной аппаратуре).

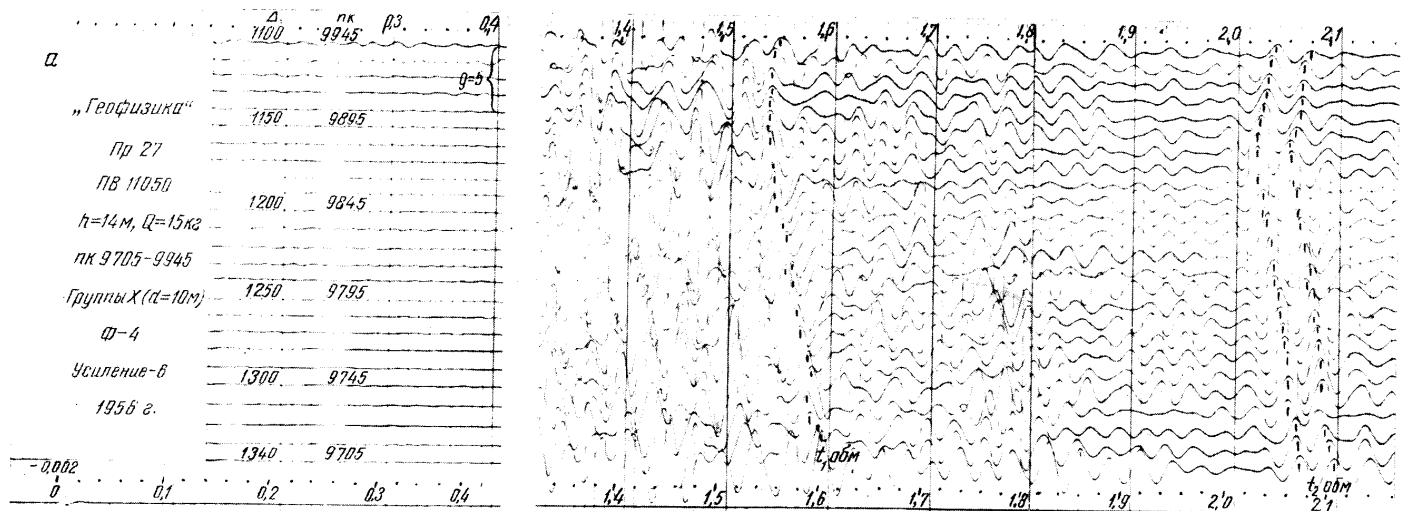
Колебания возбуждались взрывами в скважинах глубиной 10—15 м,

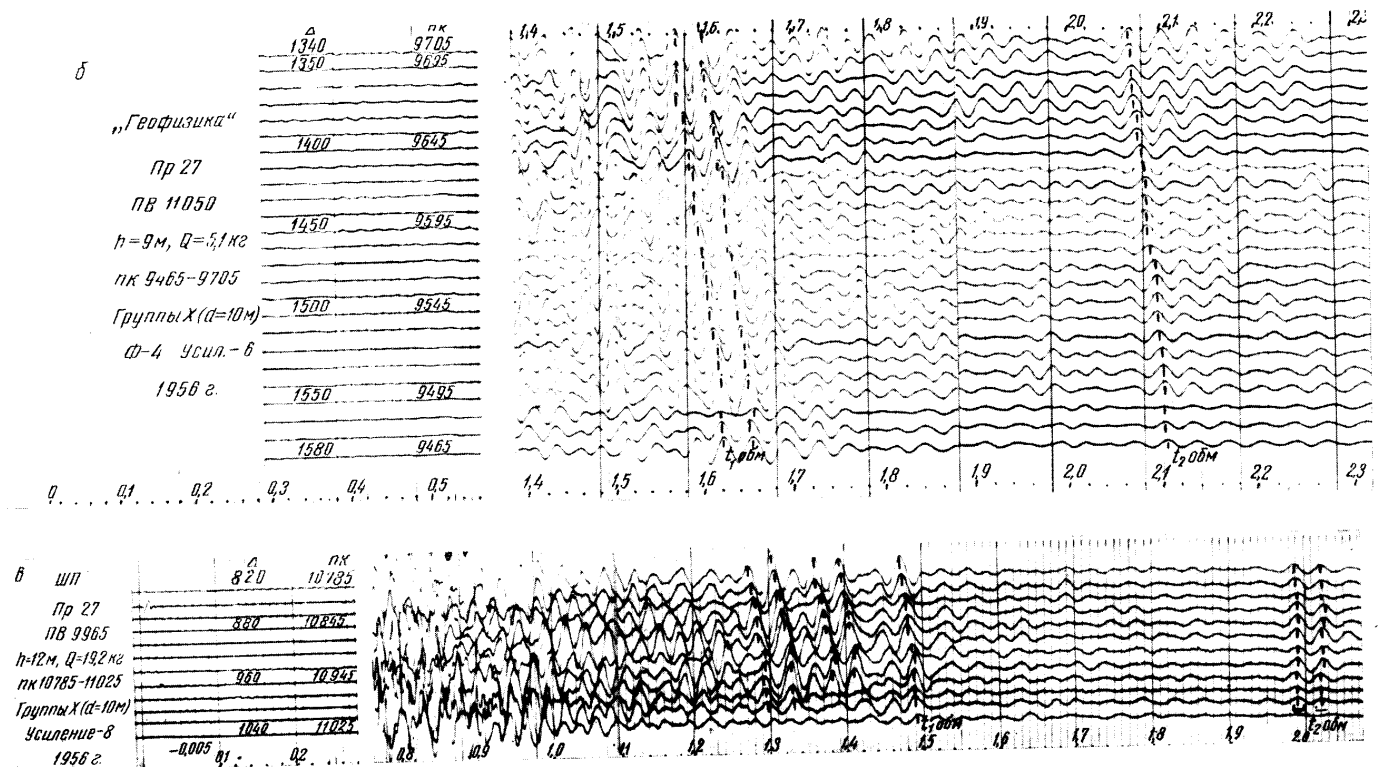
причем величины зарядов на расстояниях 800—1000 м достигали 15 кг и обычно значительно превосходили заряды, необходимые для получения записей продольных отраженных волн.

Записи обменных волн. Обменные отраженные волны были зарегистрированы на расстояниях $x = 300—2000$ м от пункта взрыва. В некоторых случаях волны были зарегистрированы на меньших расстояниях от пункта взрыва ($x \cong 100$ м). Примеры записей обменных отраженных волн приведены на фиг. 6. Отмечается несколько волн, из них наиболее уверенно прослеживаются волны $t_{1\text{обм}}$ и $t_{2\text{обм}}$. По годографам этих волн были определены эффективные скорости и затем вычислены эффективные глубины. Определения глубин показали, что волны $t_{1\text{обм}}$ и $t_{2\text{обм}}$ соответствуют тем же границам раздела, что и опорные продольные волны t_1 и t_2 , зарегистрированные на записях, полученных с вертикальными сейсмографами. На фиг. 7, а приведены записи, полученные при одном и том же взрыве на Z- и X-компонентах при регистрации волн одиночными сейсмографами. Из сравнения записей обеих компонент видно, что на них регистрируются различные волны. В том интервале времен, где на записи Z-компоненты отмечаются четкие волны t_1 и t_2 , на записи X-компоненты отчетливые волны отсутствуют, а в той области времен, где регистрируется обменная волна $t_{2\text{обм}}$, на записи Z-компоненты уже отсутствуют регулярные волны. Заметим, что волна $t_{2\text{обм}}$, в отличие от продольной волны t_2 отмечается вдали от других регулярных волн и на меньшем фоне предшествующих колебаний. Регистрация обменных волн в области сравнительно больших времен прихода может иметь существенное преимущество перед регистрацией продольных волн, так как отношение амплитуд обменных волн и фона помех значительно больше, чем аналогичное отношение для продольных волн. При группировании горизонтальных сейсмографов отношение амплитуд волны и фона помех достигает еще больших величин, как видно из примера фиг. 7, б.

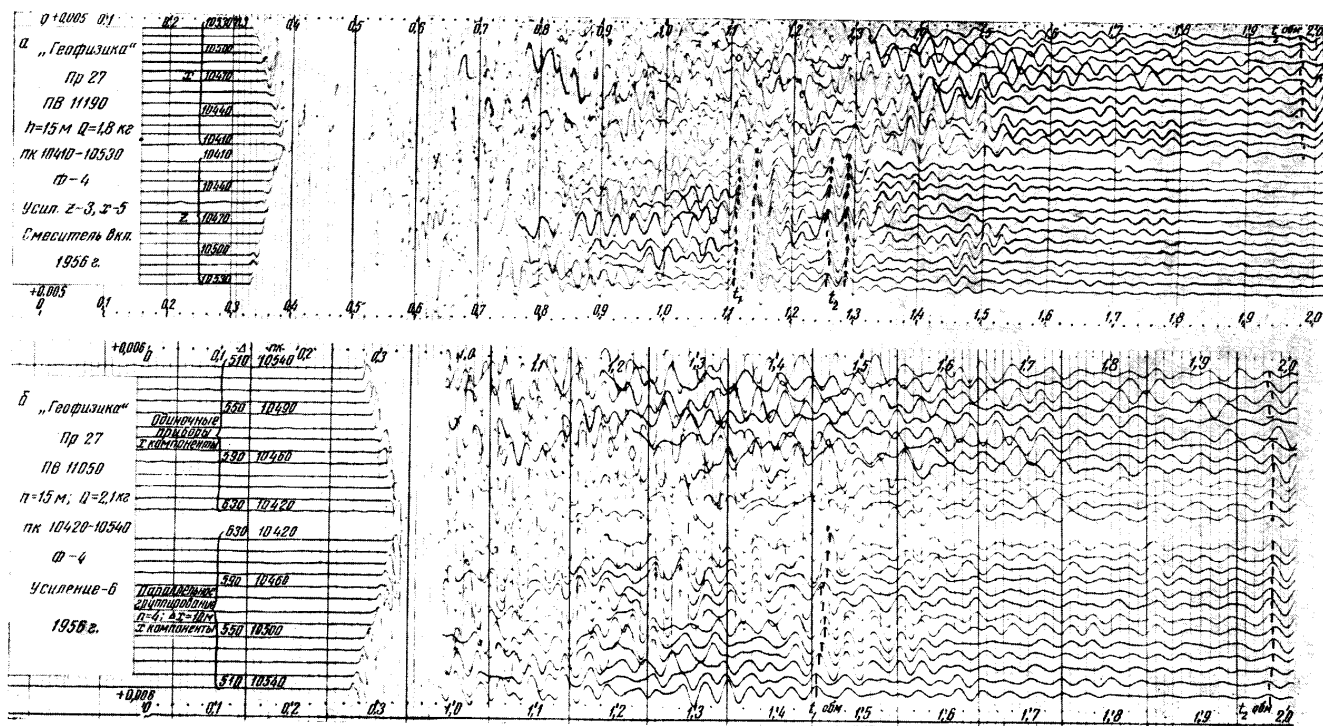
Обменные волны характеризуются более низкими преобладающими частотами на записях, чем продольные волны и более низкочастотными спектрами. В качестве примера на фиг. 8 представлены спектры волн t_1 и $t_{1\text{обм}}$, а также спектры волн t_2 и $t_{2\text{обм}}$. Из сравнения видно, что максимум спектра обменной волны $t_{1\text{обм}}$ находится на частоте 27 гц, в то время, как максимум спектра продольной волны находится на частоте $f = 41$ гц. Максимум спектра обменной волны $t_{2\text{обм}}$ находится на частоте $f_{\text{макс}} = 25$ гц, а продольной волны t_2 — на частоте $f_{\text{макс}} = 37$ гц. Низкочастотный спектр обменных волн является причиной того, что обменные волны практически не удалось зарегистрировать на более высокочастотных фильтрациях станции «Геофизика» и на высокочастотной аппаратуре.

Определение скорости и расшифровка типов зарегистрированных волн. На фиг. 9 показан пример годографов обменных волн $t_{1\text{обм}}$ и $t_{2\text{обм}}$, построенных по записям X-сейсмографов, и годографов продольных волн t_1 и t_2 , построенных по записям Z-сейсмографов. Наличие разрывов на годографах обменных волн объясняется прерывистостью корреляции обменных волн.



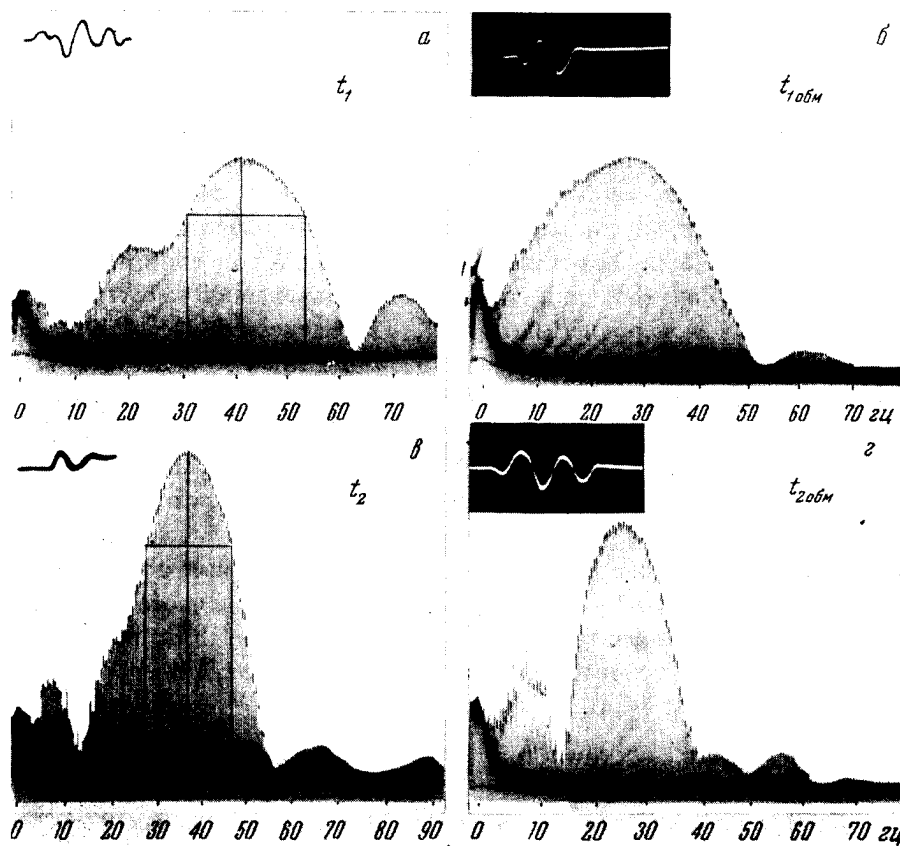


Фиг. 6. Записи обменных волн, полученные на среднечастотной (а, б) и на широкополосной аппаратуре (в).



Фиг. 7.

а — записи, полученные при одном и том же взрыве на Z- и X-компонентах при регистрации волн одиночными сейсмографами; б — записи обменных волн, полученные от одного и того же взрыва при использовании горизонтальных одиночных сейсмографов (трассы 1—13) и групп из четырех сейсмографов (трассы 14—26).



Фиг. 8. Спектры продольных (t_1 и t_2) и обменных ($t_{1обм}$ и $t_{2обм}$) отраженных волн.

Для идентификации фаз волн $t_{1обм}$ и $t_{2обм}$ на участках разрывов корреляции, использовалось, главным образом, постоянство величин отношения времен

$$\frac{t_{1обм}}{t_1} \text{ и } \frac{t_{2обм}}{t_2}.$$

По годографу обменной волны $t_{1обм}$ получена¹ величина эффективной скорости $V_{эф} = 1900 \text{ м/сек}$ и эффективной глубины $H_{эф} = 1370 \text{ м}$. Глубина $H_{эф}$ близка к глубине $H = 1350 \text{ м}$ залегания гипсоангидритового слоя. Считая, что зарегистрированная волна представляет собой волну типа PS , прошедшую путь от источника до отражающей границы как продольная и путь от границы к приемнику — как поперечная, и определяя V_S и k по формулам (14), (15) (при $V_P = 2500 \text{ м/сек}$), получим величины $V_S = 1440 \text{ м/сек}$ и $k = 1,736$. Полученная величина k близка к определенным в других районах при регистрации прямых поперечных и обменных отраженных и преломленных волн [1, 4].

¹ Все определения скоростей проведены Л. И. Ратниковой.

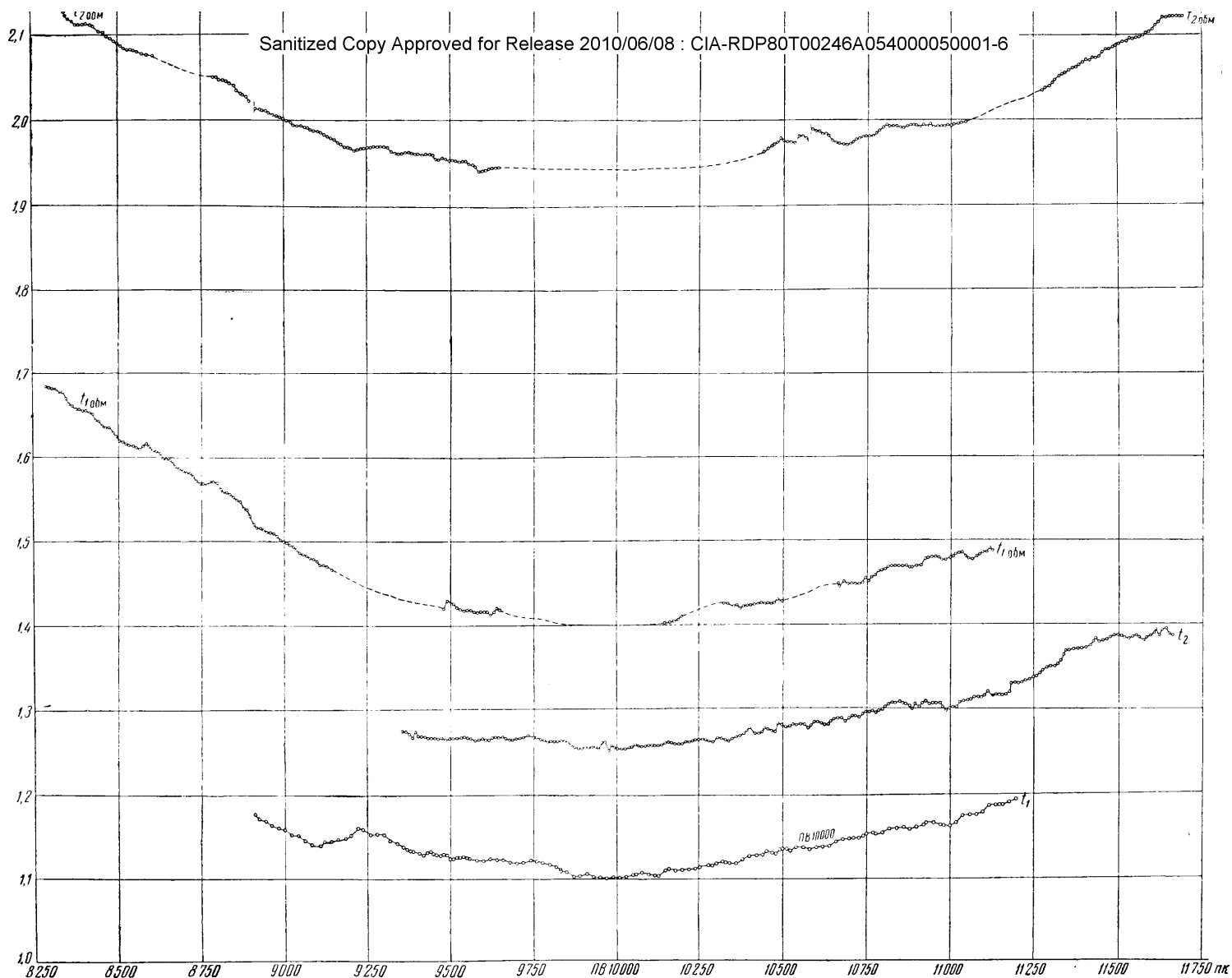
Остановимся на определении типа волны $t_{2\text{обм}}$. Среду, покрывающую отражающую границу в соответствии с данными сейсмического коротажа и результатами интерпретации продольных отраженных волн, будем считать двуслойной, причем мощности слоев $H_1 = 1350 \text{ м}$, $H_2 = 550 \text{ м}$, а скорости продольных волн $V_{1P} = 2500 \text{ м/сек}$, $V_{2P} = 5500 \text{ м/сек}$. В первом слое — от поверхности земли до гипсоангидритового слоя волна проходит как продольная, а на пути от гипсоангидритового слоя до приемника — как поперечная. Характер колебаний во втором слое неизвестен. Пользуясь формулой (30) для трехслойной измененной модели среды и принимая, что в первом слое $k_1 = 1,736$ получаем $k_{2\text{эф}} = 2,17$ и следовательно, волна относится к типу $P_1S_2S_2S_1$. Если не задаваться величиной k_1 , а определять ее совместно с k_2 , привлекая отношение b времен пробега волн $t_{2\text{обм}}$ и t_2 , то, пользуясь уравнениями (34) и (35), получим $k_1 = 2,16$ и $k_2 = 1,65$. Небольшие различия в величинах k_2 и k_1 , вычисленных различными способами, можно объяснить погрешностями в определении отношения b времен пробега обменных и продольных волн. Полученные величины k_2 и k_1 также достаточно близки к известным в литературе. Это позволяет сделать вывод о том, что предложенными способами можно пользоваться для определения скоростей распространения поперечных волн в реальных средах и для расшифровки типов зарегистрированных обменных отраженных волн.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе показано, что задача определения эффективных скоростей по годографам обменных отраженных волн может быть сведена к задаче определения эффективных скоростей для отраженных волн, распространяющихся в слоистых средах, состоящих из слоев с разными скоростями; при этом в каждом из слоев на обеих частях пути волна распространяется с одинаковой скоростью. Полученные результаты позволяют при интерпретации годографов обменных отраженных волн пользоваться способами определения эффективных скоростей и глубин, разработанными в методе продольных отраженных волн.

Предложены способы определения скоростей распространения поперечных волн, основанные на использовании эффективных скоростей, определяемых по годографам обменных отраженных волн и данных о скоростях распространения продольных волн. Рассмотрены случаи однородной покрывающей среды, однородной среды, в которой имеется тонкий слой, на котором происходит изменение типа волны, и двуслойной среды. Для двуслойной среды рассматриваются случаи, когда скорость поперечных волн неизвестна только в нижнем слое и когда скорости V_{iS} поперечных волн неизвестны для обоих слоев. В последнем случае для определения скоростей V_{1S} и V_{2S} необходимо, помимо эффективной скорости, определяемой по годографу обменной волны, знать также отношение $\frac{t_0(PS)}{t_0(PP)}$ времен пробега обменной и продольной волн, соответствующих одной

Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6



Фиг. 9. Годографы продольных отраженных волн t_1 и t_2 , зарегистрированных на вертикальных (Z) сейсмографах, и обменных отраженных волн t_{100m} и t_{200m} , зарегистрированных на горизонтальных (X) сейсмографах.

Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6

и той же границе раздела вблизи пункта взрыва. Идентификация обменных и продольных волн, соответствующих одной и той же границе, может быть произведена по сопоставлению границ раздела, построенных с использованием эффективных скоростей. Показано, что величина $\frac{t_0(PS)}{t_0(PP)}$ практически равна величине $\frac{t(PS)}{t(PP)}$, при расстояниях $x \ll H$ и может быть определена по годографам идентифицированных обменных и продольных волн.

Способы определения скоростей поперечных волн, использующие отношение времен пробега обменных и продольных волн менее точны, чем способы, основанные на использовании только величин эффективных скоростей, поскольку времена пробега волн и их отношение обычно определяются с некоторыми погрешностями.

Предложенные способы определения скоростей поперечных волн позволяют одновременно произвести расшифрование типов регистрируемых обменных отраженных волн. Зная типы зарегистрированных волн и скорости распространения продольных и поперечных волн, можно построить более точные разрезы отражающих границ, пользуясь методом полей времен [3, 11].

Приведены примеры определения скоростей и расшифрования типов зарегистрированных обменных волн, полученных при экспериментальных работах в Западной Украине. Полученные величины отношения скоростей продольных и поперечных волн близки к полученным в других районах при регистрации прямых поперечных волн, а также отраженных и преломленных обменных волн. В дальнейшем для изучения скоростей распространения поперечных волн в различных средах желательно опробовать описанные способы на массовом материале с тем, чтобы можно было найти осредненные значения V_S и $k = \frac{V_P}{V_S}$ для разных пород и при различных глубинах их залегания.

В заключение отметим, что регистрация обменных отраженных волн при сейсмической разведке дает возможность определять еще один параметр, характеризующий исследуемую среду — скорость (V_S) распространения поперечных волн. Знание двух параметров среды — скоростей распространения продольных (V_P) и поперечных (V_S) волн — позволит более точно определять литологический состав пород, чем это возможно при использовании только величин V_P . Регистрация продольных и обменных отраженных волн, соответствующих одним и тем же границам раздела, позволит более точно определять глубину и форму их залегания. Наконец, в некоторых случаях регистрация обменных отраженных волн может иметь даже преимущество перед регистрацией продольных волн, соответствующих тем же границам. В частности, это возможно, когда продольная волна регистрируется на фоне сильных предшествующих колебаний, обусловленных регулярными волнами от вышележащих границ раздела или фоном помех. Для обменных волн, регистрируемых в области больших

времен, чем продольные, интерференция с волнами, соответствующими вышележащим границам, должна играть меньшую роль, а отношение амплитуды волны и фона помех может возрасти по сравнению с продольными волнами за счет значительного уменьшения амплитуд фона на больших временах.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ю. И. Васильев. Изучение обменных преломленных волн при сейсмической разведке. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 3.
2. Г. А. Гамбургцев. О возможности выделения поперечных отраженных волн при сейморазведке по методу отражений. Изв. АН СССР, серия геогр. и геофиз., 1939, № 2.
3. Ю. В. Ризниченко. Построение отражающей или преломляющей площадки по годографу обменных отраженных или проходящих волн. Изв. АН СССР, серия геогр. и геофиз., 1940, № 5.
4. N. Ricker and R. D. Lynn. Composite reflections. Geophysics, v. 15, N 1, 1950.
5. Е. И. Гальперин. Азимутальный метод сейсмических наблюдений. М.—Л. Гостоптехиздат, 1955.
6. I. F. Evans, C. F. Hadley, J. D. Eisler and D. Silverman. Three dimensional seismic wave model. Geophysics, v. 19, N 1, 1954.
7. J. Oliver. Body waves in layered seismic model. Earthquake Notes Seismol. Soc. Amer., v. 27, N 4, 1956.
8. Ю. В. Ризниченко, Р. Г. Шамина. Об упругих волнах в твердой слоистой среде по исследованиям на двумерных моделях. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 7.
9. Г. И. Петрашень. Вопросы динамической теории распространения сейсмических волн. Л. Гостоптехиздат, 1957.
10. Материалы количественного изучения динамики сейсмических волн. Л. Изд. Лен. гос. ун-та, 1957.
11. Ю. В. Ризниченко. Геометрическая сейсмика слоистых сред. Гр. ин-та теорет. геофиз. АН СССР, т. II, вып. 1, 1946.
12. Л. Л. Худзинский и А. Я. Меламуд. Станция частотного анализа сейсмических колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 9.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

*Д. В. Молотова***О РЕГИСТРАЦИИ ГЛУБИННЫХ ОТРАЖЕНИЙ
ПРИ СЕЙСМОРАЗВЕДКЕ**

Описываются экспериментальные данные по регистрации четких интенсивных волн с временами прихода $11\div 17$ сек, полученные с низкочастотной аппаратурой. Область регистрации $17\div 70$ км от пункта взрыва. Показано, что зарегистрированные волны являются продольными однократными отраженными волнами, соответствующими поверхности Мохоровичича. В результате приближенной интерпретации установлено, что отражающая граница расположена на глубине порядка 33 км и средняя скорость распространения продольных волн в земной коре составляет около 6,0 км/сек.

В течение ряда лет в Институте физики Земли АН СССР разрабатывался метод глубинного сейсмического зондирования земной коры (ГСЗ), основанный на корреляционном прослеживании преломленных волн, возбуждаемых небольшими взрывами [1—5]. Метод ГСЗ позволяет систематически изучать глубинное строение земной коры при использовании преломленных (головных) волн.

Вопрос о возможности применения метода отраженных волн для целей глубинного сейсмического зондирования был поднят академиком Г. А. Гамбурцевым еще в 1939 г. при сейсмических исследованиях в районе г. Серпухова [1, 2]. Основная задача, ставившаяся перед первыми исследованиями, состояла в повышении эффективной чувствительности сейсморазведочной аппаратуры. В процессе экспериментов выяснилось, что значительного повышения эффективной чувствительности можно добиться понижением частоты регистрируемых колебаний и группированием сейсмографов. В проведенных опытах в интервалах времен до одной минуты на сейсмограммах имелись четко выраженные оси синфазности. Однако, затруднения, связанные с выделением однократных отражений среди многократных, не позволили получить определенных результатов.

В опубликованной в 1939 г. работе Б. Гутенберга [6] упоминалось о том, что были зарегистрированы отражения на участке профиля длиной 90 м вблизи пункта взрыва с временами прихода 4,9—5,6 сек, которые должны соответствовать, по мнению автора, глубине 9—11 км. Никаких

доказательств этого и обсуждения природы зарегистрированных волн в статье не приводится.

В дальнейшем многими авторами проявлялся большой интерес к вопросу о возможности выделения глубинных отражений и использования их для изучения глубинного строения земной коры.

В 1948 г. в [7] были приведены результаты сейсмических исследований, проведенных вблизи Вашингтона и Аппалачских гор с целью изучения строения земной коры при совместном использовании отраженных и преломленных волн. В статье указывается, что с этой целью разработана новая аппаратура, описание которой не дается. Экспериментальные данные по глубоким отражениям не приводятся, указывается лишь на то, что отражения были зарегистрированы как вблизи пункта взрыва, так и при значительном удалении от него.

В 1951 г. была опубликована статья [8], в которой приведены экспериментальные данные по регистрации глубоких отражений с преобладающими периодами около 0,030 сек и временами прихода 7,0—8,5 сек на участке профиля длиной 300 м вблизи пункта взрыва ($R \approx 600$ м) при использовании небольших зарядов (около 10 кг). Показано, что эти отражения не могут считаться многократными и что они соответствуют подошве гранитного слоя, лежащего на глубине 18—21 км.

Г. Райх (1954 г.) в своей работе [9] приводит примеры довольно четких записей глубоких отражений, полученных с помощью среднечастотной разведочной станции PRAKLA с использованием смесителя. Выделение глубинных отражений производилось при двух промышленных взрывах в Южной Германии. Наблюдения проводились вблизи пункта взрыва при расстоянии 250—2315 м. Глубокие отражения характеризуются преобладающими частотами порядка 30 гц и временами прихода 7,07 и 9,20 сек, они не выделяются по интенсивности среди других колебаний. При интерпретации получены следующие результаты: глубина до поверхности Мохоровичича составляет 27,6 км, по поверхности базальта—20,3 км.

В течение 1952—1954 гг. в Южной Калифорнии использовались промышленные взрывы для регистрации сейсмических волн. В работе [10] приводятся интересные результаты по глубоким отражениям, которые выделялись на записях, полученных вблизи пункта взрыва и при большом удалении от него за критическим углом ($R = 103 \div 169$ км). По этим наблюдениям была определена величина средней скорости распространения продольных волн в земной коре ($\bar{V} = 6,2$ км/сек) и положение поверхности Мохоровичича ($H = 32$ км).

Начиная с 1954 г. и до настоящего времени в Венгрии проводятся сейсмические исследования с целью изучения структуры земной коры на Венгерской равнине [11, 12]. Измерения проводятся с помощью 26-канальной сейсмической станции (полоса пропускания от 20 до 100 гц) при использовании низкочастотных сейсмографов с собственной частотой около 8 гц. В результате исследований, проведенных до 1956 г., были зарегистрированы глубинные отражения вблизи пункта взрыва ($R =$

$= 0 \div 1000$ м) с временами прихода $t_1 = 6,8 \div 7,5$ сек и $t_2 = 7,8 \div 9,6$ сек, которые, по мнению авторов, соответствуют поверхности базальта и поверхности Мохоровичича. Преобладающие периоды зарегистрированных колебаний $0,04\text{—}0,05$ сек. Пользуясь средними (для Европы) значениями скоростей (до поверхности базальта $5,8$ км/сек и до поверхности Мохоровичича $6,0$ км/сек), авторы определили глубину залегания базальта ($H = 18 \div 20$ км) и поверхности Мохоровичича ($H_2 = 23 \div 28$ км) и установили, что отражающие поверхности имеют наклон.

В последнее время появились сообщения о возможности регистрации глубоких отражений при наблюдениях в океанах [13—15]. В Новой Зеландии проводились исследования глубинного строения земной коры с помощью преломленных волн, попутно были зарегистрированы отражения, соответствующие поверхности Мохоровичича, расположенной на глубине 18 км с преобладающей частотой около 20 гц. При наблюдениях использовалась низкочастотная сейсморазведочная аппаратура: сейсмограф с собственной частотой $6,5$ гц и усилители, рассчитанные на регистрацию частот от 2 до 120 гц. В Атлантическом океане [15] в течение ряда лет изучалось строение земной коры в основном методом преломленных волн. Автор отмечает, что, кроме того, были зарегистрированы отражения, соответствующие поверхности Мохоровичича, которая расположена в глубоких частях океана на глубине около 18 км.

Как следует из приведенного обзора работ, в большинстве случаев выделение глубоких отражений производилось при небольших расстояниях от пункта взрыва, несмотря на то, что в этой области имеется большая опасность принять многократные отражения от сравнительно неглубоких горизонтов за однократные; выделение отражений производилось на сравнительно коротких участках наблюдений; нередко записи глубоких отражений, приводимые как примеры, были неудовлетворительного качества. Все это в некоторых случаях ставит под сомнение надежность распознавания зарегистрированных волн. К этому следует добавить, что для приема колебаний использовалась преимущественно среднечастотная разведочная аппаратура, опытов по выяснению оптимального диапазона частот не проводилось; все наблюдения проводились с одиночными сейсмографами. В этом, на наш взгляд, заключаются основные недостатки методики проведенных работ по выделению глубоких отражений.

С 1951 по 1956 гг. Институтом физики Земли АН СССР¹ проводились сейсмические исследования в районе Волго-Уральской области, начатые под руководством академика Г. А. Гамбурцева. Основной задачей исследований была разработка методики разведки кристаллического фундамента корреляционным методом преломленных волн [16]. В процессе

¹ В 1954—1955 гг. Институтом физики Земли АН СССР и Всесоюзный Научно-исследовательский институт геофизики (ВНИИ Геофизика) проводили совместные исследования. При описании экспериментальных материалов, приведенных в настоящей статье, использовались результаты, полученные Институтом физики Земли АН СССР.

полевых работ было замечено, что кроме продольных преломленных волн, которые выделялись на сейсмограммах в начальной части записи, регистрировались очень сильные и четкие волны с большими временами прихода.

Настоящая статья посвящена анализу этих волн и расшифрованию их природы.

§ 1. ОСОБЕННОСТИ МЕТОДИКИ РАБОТ

Полевые работы проводились корреляционным методом преломленных волн в его низкочастотной модификации с регистрацией вертикальной и горизонтальной компонент движения почвы.

При наблюдениях использовалась сейсмическая аппаратура, рассчитанная на регистрацию частот порядка 10—30 *гц*, изготовленная по типу аппаратуры ГСЗ [16, 17]. Для приема колебаний использовались, главным образом, электродинамические сейсмографы типа СЭДС-52 с собственной частотой около 12 *гц*. Наблюдения проводились с применением группирования вертикальных сейсмографов. При этом четыре сейсмографа располагались по углам квадрата со стороной 15 м. Регистрация волн осуществлялась без смесителя и АРА.

Район работ находился в восточной части Русской платформы на территории Татарской АССР, Башкирской АССР и Оренбургской области. Он расположен в области развития мощной толщи палеозойских отложений, представленных в основном крепкими известняками, доломитами, сцементированными песчаниками, сланцами. Общая мощность палеозойских отложений порядка 2—3 км. Под толщей осадочных пород залегает кристаллический фундамент, представленный гранито-гнейсами, гнейсами и т. п. Скоростной разрез района изучен до поверхности фундамента с использованием данных сейсмокаротажа, а также преломленных и отраженных волн. Средняя скорость до поверхности фундамента составляет около 4,5 км/сек. Граничная скорость вдоль поверхности фундамента равна в среднем 6,1—6,2 км/сек¹.

Регистрация преломленных волн проводилась на продольных и поперечных профилях, общий диапазон расстояний от *ПВ* до участков наблюдения составлял 0—308 км. Для преломленных волн была получена корреляционная система в промежутке от нуля до 65 км от пункта взрыва. При больших расстояниях от *ПВ* получены материалы на отдельных разобщенных участках продольного профиля. Расстояние между соседними пикетами на профиле было 100 м.

Как уже отмечалось, выделение глубоких отражений не являлось целью проводившихся исследований. Поэтому все записи отраженных волн были получены попутно с регистрацией преломленных волн, никаких специальных наблюдений по прослеживанию отражений не ставилось.

Возбуждение колебаний производилось при помощи взрывов в водоемах и скважинах. Величина заряда составляла в среднем 200—300 кг при уда-

¹ Более подробные сведения о сейсмогеологии района приведены в ранее опубликованных статьях [16, 18—20].

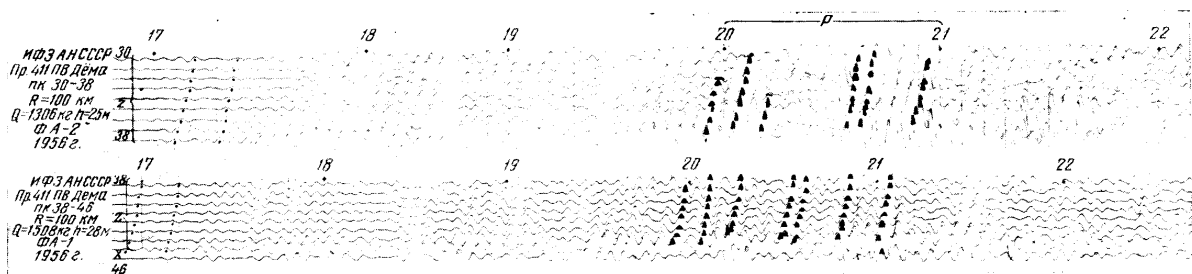
лении от пункта взрыва до 70 км. Такие большие заряды были необходимы для выделения первых преломленных волн, для выделения глубоких отражений величину заряда можно было бы уменьшить примерно в 2—3 раза (см. далее фиг. 3 и 4).

§ 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО МАТЕРИАЛА

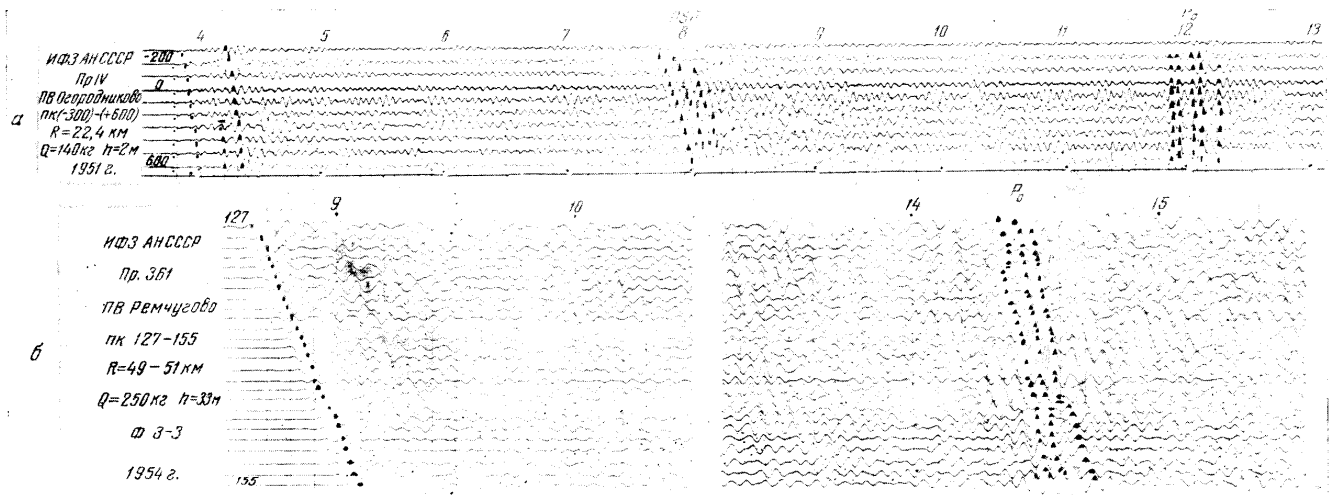
При сейсмических наблюдениях на сейсмограммах, полученных при расстоянии от пункта взрыва до 20—30 км, в качестве первых регистрировались преломленные волны, соответствующие различным преломляющим слоям в осадочной толще. Кажущиеся скорости различных преломленных волн близки между собой и составляют в среднем 5,5—6,0 км/сек. При наблюдениях на больших расстояниях ($R \approx 30 \div 100$ км) в области первых вступлений выделялись преломленные волны, связанные с поверхностью кристаллического фундамента и, возможно, более глубокими преломляющими границами¹. Величина кажущейся скорости волн этого типа изменяется в пределах от 5,5 до 7,0 км/сек и в среднем составляет 6,2 км/сек. С удалением от пункта взрыва на еще большие расстояния ($R \geq 200$ км) на сейсмограммах первыми регистрировались преломленные волны, которые характеризуются кажущейся скоростью в среднем около 8,0 км/сек. Эти волны были выделены в области последующих вступлений и при меньших расстояниях от пункта взрыва ($R \geq 90$ км), где они характеризуются значительной интенсивностью (фиг. 1). На фиг. 1 приведены сейсмограммы, полученные на участке неперпендикулярного профиля длиной 1,5 км. В начальной части записи выделены преломленные волны, связанные с кристаллическим фундаментом, $V^* \approx 7,5$ км/сек. На временах 20—21 сек зарегистрированы головные волны P , соответствующие поверхности Мохоровичича $V^* = 9 \div 10$ км/сек (на верхней сейсмограмме вырезана часть записи в интервале времен 18,2—18,7 сек). Осредненный годограф волн P (фиг. 7) аппроксимируется прямой линией (кажущаяся скорость $V^* = 8,0$ км/сек). На основании кинематических особенностей (времена прихода волн, прямолинейная форма годографа, значение V^*) и опыта работ по ГСЗ в других районах [3, 4, 5], эти волны интерпретируются как продольные головные волны, соответствующие поверхности Мохоровичича. В сейсмологии такого типа волны принято обозначать индексом P . С приближением к пункту взрыва волны P переходят в группу интенсивных колебаний с большими значениями кажущихся скоростей (фиг. 7), которые для удобства изложения обозначены через P_0 . Ниже дается характеристика особенностей волн P_0 .

Времена прихода. Как уже отмечалось, особенностью волн P_0 является то, что они регистрируются на сейсмограммах на больших временах $t = 11 \div 17$ сек (при $R = 17 \div 70$ км). С удалением от пункта взрыва

¹ Подробная характеристика преломленных волн, соответствующих границам в осадочной толще и поверхности кристаллического фундамента, приводится в статьях [16, 18].



Фиг. 1. Сейсмограммы, полученные на участке неперодного профиля длиной 1,5 км при $R \cong 100$ км от пункта взрыва.



Фиг. 2. Примеры записей группы волн P_0 , зарегистрированных на продольных профилях при разных R :
 а — при $R \cong 22$ км на участке профиля длиной 900 м; б — при $R \cong 50$ км на участке профиля длиной 2,8 км (на сейсмограмме б вырезана часть записи в интервале

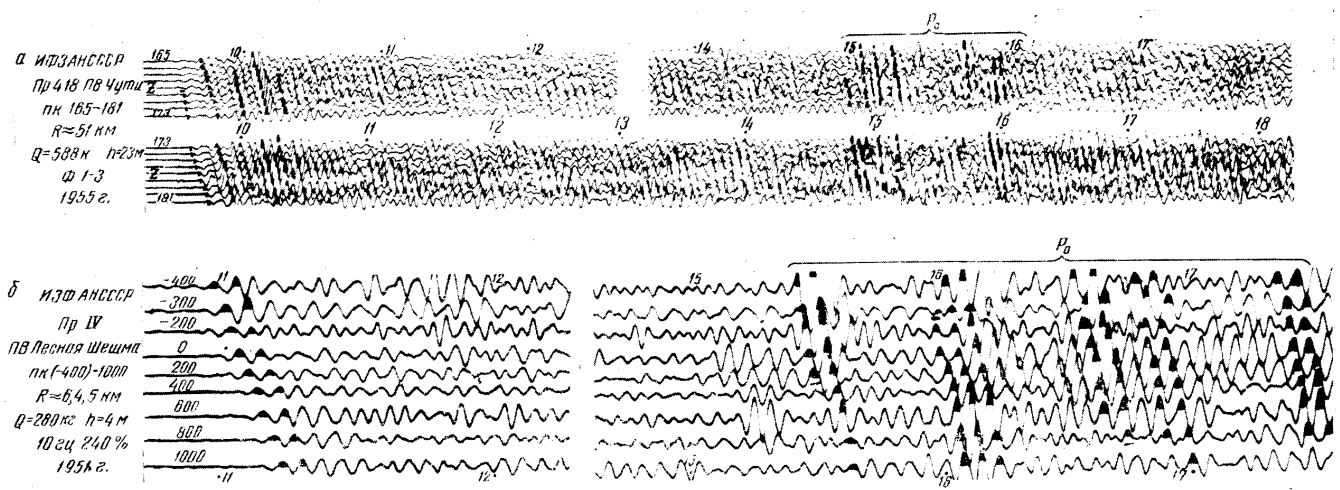
времена прихода волн P_0 медленно возрастают: при $R = 23$ км $t = 12$ сек; при $R = 50$ км $t = 14,5$ сек. На этом же участке наблюдений времена прихода первых волн возрастают с 4,0 до 9,0 сек (см. фиг. 2, 3, 4).

Кажущиеся скорости. При наблюдениях на продольных профилях установлено, что волны P_0 характеризуются самыми большими значениями кажущихся скоростей среди всех зарегистрированных волн (фиг. 2—4). Отмечается определенная закономерность в изменении V^* волн этой группы: с удалением от пункта взрыва величина V^* уменьшается. Так, например, при $R = 22$ км величина V^* волн P_0 практически близка к бесконечности (фиг. 2, а), при $R = 65$ км она составляет примерно 8,5—9,0 км/сек (фиг. 3, б). Преломленные волны, которые в этом же интервале регистрируются первыми, характеризуются примерно постоянной величиной $V^* \approx 6,0$ км/сек (фиг. 5).

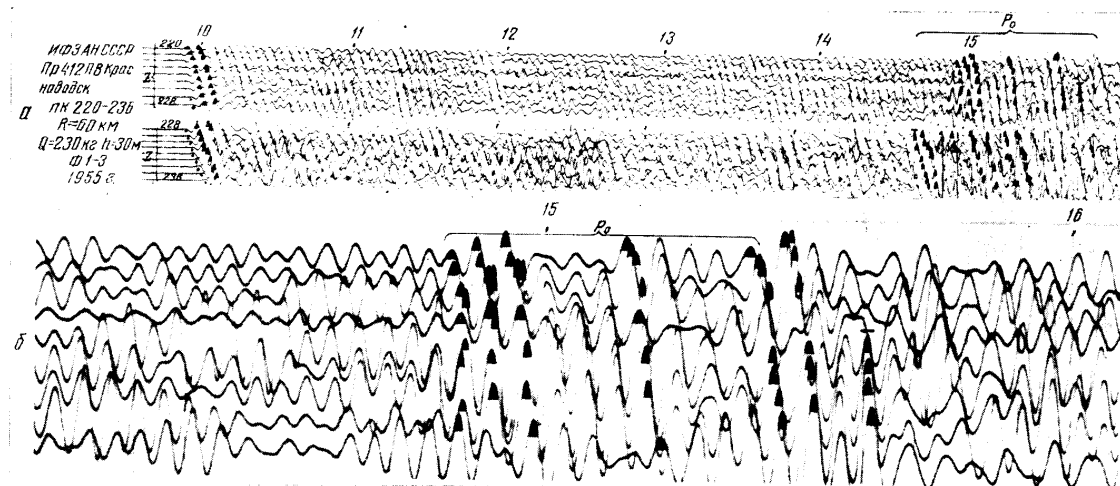
Характер прослеживания. В группе волн P_0 обычно можно выделить несколько волн с близкими или равными значениями кажущихся скоростей, которые разделены малыми интервалами времени примерно 0,1—0,3 сек (фиг. 3, 4). Длительность всей группы около 1,0—1,5 сек. Непрерывная фазовая корреляция отдельных волн в группе была возможна лишь на небольших участках профиля порядка 1—2 км; на записи обычно наблюдались резкие нарушения корреляции отдельных волн P_0 в группе (фиг. 3, а, 4, б, 5). Причины такого характера прослеживания волн пока не ясны. Аналогичные явления отмечены при описании преломленных волн, связанных с глубокими границами в земной коре, при глубинном сейсмическом зондировании [4, 5].

Преобладающие частоты. Преобладающие частоты волн P_0 на записях — порядка 15—20 гц. Они близки к частоте максимума частотных характеристик канала, но несколько выше преобладающих частот преломленных волн, соответствующих кристаллическому фундаменту ($f_{\text{пр}} = 13 \div 18$ гц). Наблюдений с использованием широкополосных частотных характеристик аппаратуры не проводилось.

Амплитуды. Характерной особенностью волн рассматриваемой группы является их значительная интенсивность по сравнению со всеми зарегистрированными волнами. На фиг. 2—4 приведены сейсмограммы, полученные при различных расстояниях от пункта взрыва, при наблюдениях на продольных профилях. Группа волн P_0 всюду выделяется на записи благодаря большим амплитудам. Для иллюстрации были построены графики $A(t)$ зависимости амплитуды колебаний от времени при разных расстояниях от источника колебаний. Кривые $A(t)$ приведены на фиг. 6. (Все кривые получены при различной чувствительности каналов и при разных взрывах, поэтому величины амплитуд A разных кривых сопоставлять между собой нельзя.) При рассмотрении приведенных кривых можно заметить, что группа волн P_0 при разных расстояниях от пункта взрыва преобладает по амплитуде над всеми зарегистрированными волнами. Выделение волн P_0 облегчено благодаря тому, что они обычно появляются на записи на общем фоне слабых колебаний (фиг. 6).

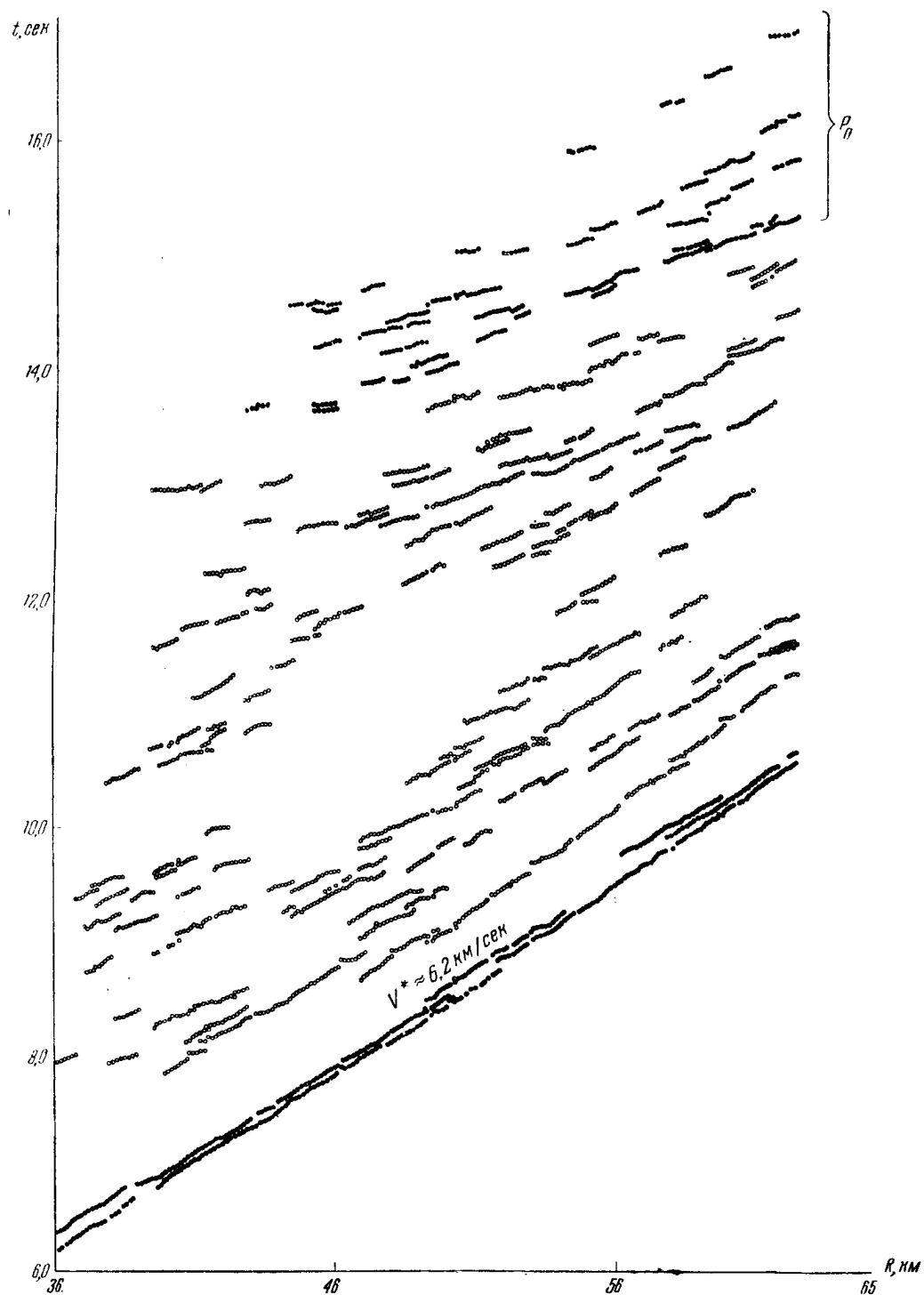


Фиг. 3. Примеры записей группы волн P_0 , зарегистрированных на продольных профилях при большом удалении от ПВ:
 а — $R \approx 55$ км на участке профиля длиной 1600 м; б — $R \approx 65$ км на участке профиля длиной 1300 м (на сейсмограмме а вырезана часть записи в интервале
 времен 12,7—13,4 сек; на сейсмограмме б — в интервале времен 12,3—14 сек).



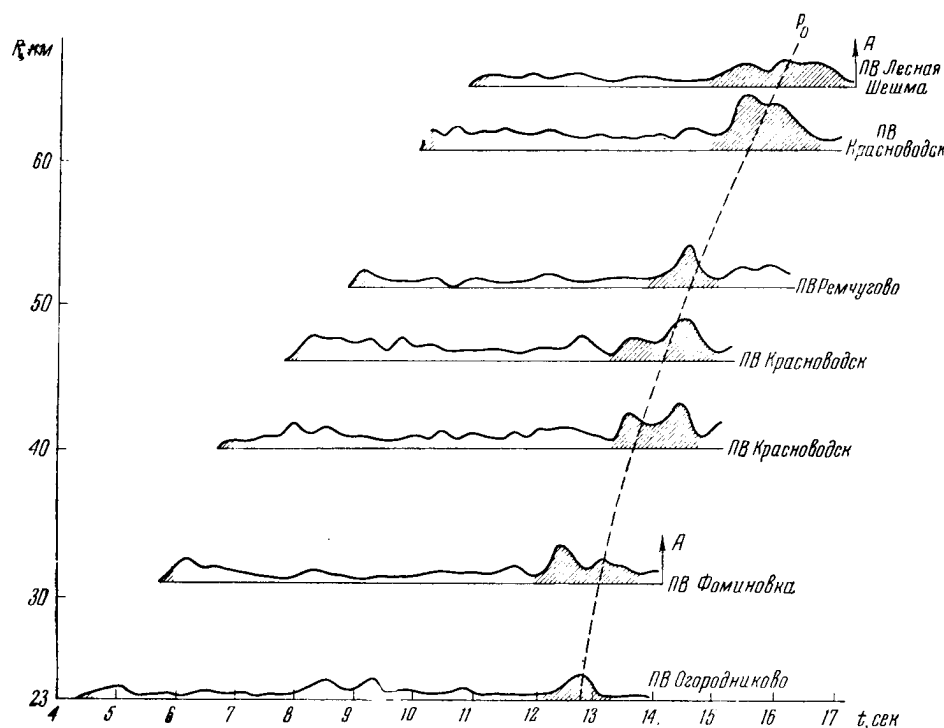
Фиг. 4.

а — сейсмограммы, полученные на участке продольного профиля длиной 1,6 км при $R \approx 60$ км. Первыми регистрируются предомненные волны, соответствующие поверхности кристаллического фундамента с $V^* = 6,2$ км/сек. На временах $t \approx 15$ сек выделены интенсивные волны P_0 ; б — часть записи верхней сейсмограммы в интервале времен 14—16 сек, где выделяются волны P_0 (увеличено).



Фиг. 5. Годографы волн, зарегистрированных при наблюдениях на продольном профиле длиной 26 км при одном пункте взрыва ($R = 36 \div 62 \text{ км}$). Первыми прослеживаются преломленные волны, соответствующие поверхности фундамента. На временах около 14—16 сек отмечена группа волн P_0 .

Область прослеживания. Волны P_0 систематически выделялись на сейсмограммах в широком диапазоне расстояний от 17 до 70 км от пункта взрыва. В области меньших расстояний от пункта взрыва ($R < 17$ км) не производилась регистрация колебаний с большими временами прихода, поэтому вблизи пункта взрыва ($R < 17$ км) не удалось выявить характерные особенности волн P_0 . В области больших удалений от пункта взрыва ($R > 70$ км), как уже отмечалось ранее (см. § 1), были получены материалы лишь на отдельных коротких разобренных участках наблюдений, где выделение волн P_0 было затруднительно. Для выяснения возможностей регистрации волн P_0 в указанной области ($70 < R < 17$ км) необходимы дальнейшие исследования.



Фиг. 6. Кривые $A(t)$, построенные при различных расстояниях от пункта взрыва (от 23 до 65 км) по записям, полученным на разных профилях

Заштрихованы области регистрации первых преломленных волн, связанных с поверхностью кристаллического фундамента, и группы волн P_0 . Пунктиром проведена линия, аппроксимирующая области повышенной интенсивности на кривых $A(t)$. Она совпадает по форме с годографом волн P_0 на фиг. 7.

В интервале 30—40 км от пункта взрыва корреляция волн P_0 обычно ухудшалась за счет интерференции их с обменными преломленными волнами типа PSP и PSS , времена прихода которых при указанных расстояниях от ПВ совпадали с временами регистрации волн P_0 (фиг. 7). На фиг. 7 приведен общий групповой годограф $t = t(R)$, построенный по экспериментальным данным 1951—1956 гг. (о способе построения годографа $t = t(R)$ см. [5]). При построении этого годографа использовались сей-

смограммы, полученные на разных продольных профилях при различных расстояниях от пункта взрыва в диапазоне от нуля до 308 км¹. Как видно (фиг. 7), волны PSS в отличие от волн P_0 характеризуются сравнительно малыми значениями кажущихся скоростей порядка 3,0—3,5 км/сек².

§ 3. О ПРИРОДЕ ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫХ ВОЛН

Перейдем к обсуждению различных предположений относительно природы волн P_0 .

1. Преломленные или отраженные волны.

Такие кинематические особенности волн P_0 , как большие значения кажущихся скоростей V^* , уменьшение V^* с увеличением расстояния от пункта взрыва и криволинейная форма осредненного годографа (фиг. 7), позволяют считать волны P_0 отраженными волнами.

2. Многократные (продольные, поперечные, обменные) или однократные отраженные волны.

Рассмотрим, насколько вероятным является предположение о том, что волны P_0 представляют собой многократные отражения от неглубоких границ раздела. Если P_0 действительно многократные волны (продольные, обменные или поперечные), то на сейсмограммах выделялись бы и волны меньшей кратности. При этом по амплитуде они должны были бы превосходить волны P_0 , поскольку в большинстве случаев имеет место уменьшение интенсивности волны с увеличением порядкового номера отражения [21, 22]. На самом деле таких интенсивных волн, предшествующих волнам P_0 , на сейсмограммах не наблюдается.

Основываясь на указанных особенностях зарегистрированных волн, можно считать, что волны P_0 являются однократными отраженными волнами, которые, судя по большим временам прихода, соответствуют отражающей границе, залегающей на большой глубине.

3. Поперечные, обменные или продольные однократные отражения.

Волны P_0 не могут считаться чисто поперечными по следующим причинам:

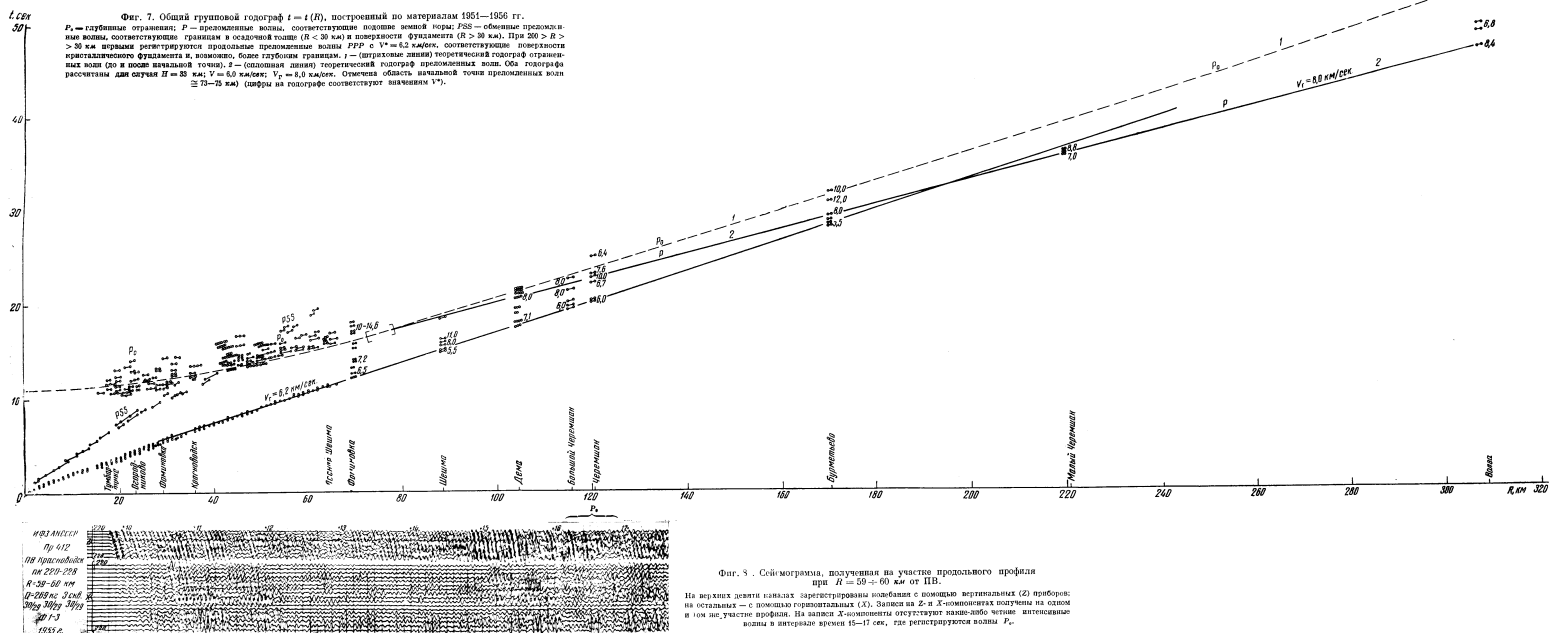
а) В первой части пути волны должны распространяться в качестве продольных, так как взрыв можно рассматривать как источник колебаний, близкий к источнику типа центра расширения, при котором не возбуждаются поперечные волны.

б) В последней части пути волны P_0 распространяются как продольные, о чем свидетельствует сопоставление записей на X - и Z -компонентах (фиг. 8), а также четкие вертикальные оси синфазности без обращения фаз на азимутальных сейсмограммах.

Предположим, далее, что волны P_0 являются отраженными обменными

¹ При составлении этого годографа использованы некоторые материалы, обработанные мл. научным сотрудником Г. Г. Михота и приведенные в отчете Волго-Уральской экспедиции Института физики Земли АН СССР за 1951 г.

² Более подробная характеристика обменных волн этого типа, регистрируемых в районе исследований, приведена в работах [19, 20].



волнами, а именно, поперечными на всем пути за исключением тонкого верхнего слоя в области входа и выхода сейсмической радиации, где они распространяются как продольные. Примем для простоты, что среда двуслойная и что глубина до отражающей границы порядка нескольких километров или десятков километров. Асимптотой годографа волн такого типа является прямая, наклон которой близок к наклону годографа прямой волны S во втором слое (первым тонким слоем при рассуждениях можно пренебречь). Согласно сейсмогеологическим сведениям о районе, возможные значения скорости прямой продольной волны, распространяющейся в рассматриваемой среде, заключены в пределах от 4,5 до 6,5 км/сек. Если считать, что отношение скоростей продольных и поперечных волн в рассматриваемой среде $V_P/V_S = 1,73 \div 1,80$ [20], то величина скорости прямых поперечных волн определится значениями 2,6—3,8 км/сек. Из анализа общего группового годографа, приведенного на фиг. 7, следует, что асимптотой годографа волн P_0 является прямая, по наклону близкая к годографу продольных преломленных волн с $V^* = 6,0$ км/сек; годограф волн PSS сечет годограф волн P_0 и характеризуется кажущейся скоростью, близкой к скорости прямых поперечных волн ($V^* = 3,3 \div 3,5$ км/сек). Следовательно, предположение о том, что волны P_0 являются поперечными на большей части своего пути, опровергается наблюдаемыми данными.

Предположим, наконец, что волны P_0 являются обменными отраженными волнами типа $P_{12}S_2P_1$ или $P_1S_2P_{21}$ (для простоты будем считать, что они распространяются в двуслойной среде, где дважды меняют свой тип: с P на S и с S на P). Покажем, что некоторые особенности волн P_0 опровергают и это предположение:

а) При таком предположении должны существовать обменные волны типов $P_{12}S_{21}$ и $P_1S_2P_2S_1$ с большими временами прихода, чем времена регистрации волн $P_{12}S_2P_1$ или $P_1S_2P_{21}$. При этом обменные волны типа $P_{12}S_{21}$ должны быть сильнее обменных волн $P_{12}S_2P_1$ и $P_1S_2P_{21}$, так как амплитуда волн, распространяющихся в слоистой среде без поглощения вообще убывает при увеличении числа изменений типа волны (за исключением случая очень резкой скоростной дифференциации среды и сравнительно узкой области углов падения)¹. Следовательно, волны $P_{12}S_{21}$ были бы зарегистрированы горизонтальными приборами. Однако рассмотрение большого числа сейсмограмм показывает, что на записи X -компоненты отсутствуют волны, приходящие позже волн P_0 и хотя бы сравнимые с ними по амплитуде.

б) С целью выяснения природы волн P_0 было проведено сопоставление наблюдаемых годографов волн P_0 и P с теоретическими годографами

¹ Более подробное обоснование этого явления дано в отчете об исследованиях, проведенных в 1955 г. по теме «Изучение кинематических и динамических особенностей обменных и поперечных преломленных волн». Авторы Ю. И. Васильев, Л. В. Молотова, Т. Г. Иванова, О. И. Ковалев. Фонды Института физики Земли АН СССР, Москва, 1956.

продольных отраженных и преломленных волн. Теоретические годографы рассчитывались для случаев $H = 15 \div 40$ км и $\bar{V} = 5,5 \div 6,5$ км/сек в предположении, что отражающая граница горизонтальна и покрывающая среда однородная.

Оказалось, что наблюдаемые годографы волн P_0 и P совпадают с одним комбинированным теоретическим годографом отраженных и преломленных волн, рассчитанным для значений $H = 33$ км и $\bar{V} = 6,0$ км/сек (фиг. 7). Этот факт является наиболее существенным доказательством того, что волны P_0 и P соответствуют одной и той же границе и что зарегистрированные волны P_0 являются чисто продольными однократными отраженными волнами.

Порядок полученных величин H и \bar{V} подтверждает, что глубинные отражения действительно соответствуют поверхности Мохоровичича, и хорошо согласуется с опубликованными данными о толщине земной коры в Европе [9, 11, 12, 23, 24].

Величины H и \bar{V} не могут претендовать на большую точность, так как при интерпретации были сделаны некоторые допущения: предполагалось, что отражающая поверхность горизонтальна, не учитывалось преломление на промежуточных границах, отсутствовали непрерывные годографы отраженных и преломленных волн.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При работах корреляционным методом преломленных волн в его низкочастотной модификации на большой площади (около 10 000 км²) в течение ряда лет (1951—1956 гг.) систематически регистрировались интенсивные отраженные волны, соответствующие поверхности Мохоровичича. Регистрация глубинных отражений осуществлялась в широком диапазоне расстояний от пункта взрыва ($R = 17 \div 70$ км), что имеет существенное значение для надежности распознавания зарегистрированных волн, а также и для интерпретации полученных годографов.

При изучении зарегистрированных глубинных отражений выявлены некоторые кинематические и динамические особенности этих волн, которые могут иметь значение при распознавании глубинных отражений. Основные из них следующие:

- а) большие абсолютные времена прихода $t = 11 \div 17$ сек при $R = 17 \div 70$ км от пункта взрыва;
- б) большие значения кажущихся скоростей V^* и увеличение V^* при приближении к пункту взрыва;
- в) значительные амплитуды отраженных волн по сравнению с амплитудами других зарегистрированных волн.

Некоторые особенности методики, которая применялась при разведке фундамента корреляционным методом преломленных волн, по-видимому, оказались благоприятными и для выделения глубинных отражений. Главные из этих особенностей следующие: при регистрации глубинных отражений максимум частотной характеристики канала находился в области

низких частот порядка 10—18 *гц*, при наблюдениях применялось группирование сейсмографов.

Дальнейшее развитие метода глубинного сейсмического зондирования земной коры в направлении совместного использования преломленных и отраженных волн может оказаться весьма перспективным. В целом, основные преимущества совместного использования преломленных и отраженных волн в методе ГСЗ аналогичны преимуществам комбинированного метода преломленных и отраженных волн по сравнению с возможностями каждого метода в отдельности при сейсмической разведке [25].

Полученные результаты являются весьма обнадеживающими. Они подтверждаются еще более обширными работами Всесоюзного научно-исследовательского института геофизики, проводимыми в Волго-Уральской области в последние годы. В дальнейшем необходимо поставить специальные исследования по выделению и особенно изучению глубинных отражений.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Г. А. Гамбургцев. Глубинное сейсмическое зондирование земной коры. Докл. АН СССР, 1952, т. 87, № 6.
2. Г. А. Гамбургцев. Глубинное сейсмическое зондирование земной коры. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 25 (152), 1954.
3. Г. А. Гамбургцев, П. С. Вейцман, Ю. В. Тулина. Строение земной коры в районе Северного Тянь-Шаня по данным ГСЗ. Докл. АН СССР, 1955, т. 105, № 1.
4. Н. П. Косминская, Ю. В. Тулина. Опыт применения метода глубинного сейсмического зондирования для изучения строения земной коры некоторых районов Западной Туркмении. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 7.
5. П. С. Вейцман. Корреляция сейсмических волн при глубинном сейсмическом зондировании земной коры. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 2.
6. B. Gutenberg. Zur Entwicklung der seismischen Aufschlußmethoden. *Ergebn. kosm. Phys.*, Bd. 4, 1939.
7. M. A. Tuve, R. W. Goranson, J. W. Greig. Studies of deep crustal layers by explosive shots. *Trans. Amer. Geophys. Union*, v. 29, N 6, 1948.
8. A. Junger. Deep basement reflections in Big Horn country, Montana. *Geophysics*, v. 16, N 3, 1951.
9. H. Reich. Über seismische Beobachtungen der PRÄKLA von Reflexionen aus großen Tiefen bei den großen Steinbruchsprengungen in Blaubeuren am 4. März und am 10. Mai 1952. *Geol. Jahrb.*, v. 68, 1953.
10. G. Schor. Deep reflection from Southern California blasts. *Trans. Amer. Geophys. Union*, v. 36, N 1, 1955.
11. J. Gálfi, L. Stegena. Отражения сейсмических волн от глубоких горизонтов, установленные в районе села Хайдусобосло (Венгрия). *Geofiz. közl.*, v. 4, N 2, 1955.
12. J. Gálfi, L. Stegena. Some data obtained with seismic reflexion measurements concerning the Hungarian part of the earth's crust. *Geofiz. közl.*, v. 6, N 1-2, 1957.
13. G. A. Eiby. New Zealand crustal structure. *Nature*, v. 176, N 4470, 1955.
14. G. A. Eiby. The Wellington profile. *N. Z. Dep. Scient. and Industr. Res. Geophys. Mem.*, v. 5, 1957.
15. C. B. Officer. A deep-sea seismic reflection profile. *Geophysics*, v. 20, N 2, 1955.

16. Ю. И. Васильев, О. И. Ковалев, И. С. Пархоменко. Об исследовании кристаллического фундамента методом преломленных волн в условиях неполного экранирования. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1958, № 3, 5.
17. Г. И. Аксенович, М. А. Зайончковский, Е. И. Гальперин. Основные особенности аппаратуры для глубинного сейсмического зондирования (ГСЗ) и результаты ее опробования. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 2.
18. А. М. Епинатьева. Экспериментальные данные о преломленных волнах в средах со слабой скоростной дифференциацией. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1955, № 2.
19. А. М. Епинатьева. Опыт регистрации поперечных преломленных волн при сейсмической разведке. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 11.
20. Ю. И. Васильев. Изучение обменных преломленных волн при сейсмической разведке. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 3.
21. T. P. Ellsworth. Multiple reflections. Geophysics, v. 13, N 4, 1948.
22. Н. В. Зволинский. Многократные отражения упругих волн в слое. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 22 (149), 1954.
23. А. А. Тресков. Сейсмические исследования земной коры. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 26, (153), 1955.
24. H. G. Reinhardt. Steinbruchsprengungen zur Erforschung des tieferen Untergrundes. Freiburger Forschungsh., C., Bd. 15, 1954.
25. Г. А. Гамбургцев [и др.]. Корреляционный метод преломленных волн. М., Изд-во АН СССР, 1952.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

Д. И. Ратникова

О ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОЛНАХ, ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫХ ВБЛИЗИ ИСТОЧНИКА

Изложены результаты опытных работ по регистрации поверхностных волн вблизи источника. Для возбуждения колебаний использовались удары, регистрация велась горизонтальными и вертикальными сейсмографами. Среди поверхностных волн выделены различные группы: волны Рэлея, волны Лява, волны M_2 . Поверхностные волны использованы для определения скоростей поперечных волн в среде.

ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени в сейсмологии накоплен значительный опыт использования поверхностных волн, возникающих при землетрясениях, для изучения регионального строения земной коры [1—7]. Сопоставление теоретических дисперсионных кривых, рассчитанных при различных предположениях о строении земной коры, с наблюдаемыми кривыми позволяет сравнительно просто определять средние мощности и упругие свойства отдельных слоев и земной коры в целом в пределах крупных регионов на континентах и океанических областях.

В сейсмической разведке поверхностные волны для изучения среды не используются и рассматриваются как помехи при регистрации полезных (отраженных и преломленных) волн. Разработан ряд методических приемов (взрывы в скважинах, частотная селекция, группирование) для подавления и ослабления этих волн на сейсмограммах. Однако, эти приемы не всегда являются эффективными из-за отсутствия достаточно полных представлений о динамических и кинематических особенностях поверхностных волн, возникающих при взрывах. С другой стороны, данные сейсмологии и небольшой опыт зарубежных сейсморазведочных исследований свидетельствуют о возможности использования поверхностных волн для изучения строения верхней части разреза. Поэтому изучение поверхностных волн, возникающих при взрывах и ударах, представляет определенный интерес для сейсморазведчиков.

Настоящая статья, написанная по материалам работ, проведенных в 1955 г. в одном из районов Московской области экспедицией Института физики Земли АН СССР под руководством доктора физ.-мат. наук И. С. Берзон,

посвящена изучению особенностей поверхностных волн, зарегистрированных вблизи источника колебаний. Регистрация поверхностных волн не являлась основной задачей работ экспедиции, однако полученный материал представляет интерес с точки зрения изучения физики распространения волн вблизи источника и возможности использования поверхностных волн в сейсморазведке. В качестве источников колебаний использовались удары. Методические особенности проведенных работ, по сравнению с зарубежными работами того же направления [8, 9, 10], заключались в корреляционном прослеживании волн по профилю одновременно на горизонтальных (X, Y) и вертикальных (Z) приборах и в использовании азимутальных установок [11].

§ 1. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

Теоретические работы. Теоретическое изучение поверхностных волн начато работами Рэлея, Лэмба и Лява. В 1885 г. Рэлей [12] показал, что вдоль границы полупространства могут распространяться стационарные волны с эллиптическими траекториями движения частиц, амплитуда которых затухает с глубиной по экспоненциальному закону.

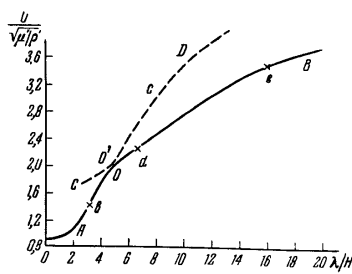
Задачу о возникновении упругих волн при сосредоточенном вертикальном воздействии на границе полупространства исследовал Лэмб [13]. Он показал, что нестационарное воздействие создает на поверхности ряд волн, и привел теоретические сейсмограммы для отдельных соотношений упругих постоянных λ и μ . Лэмб выделял в поверхностном возмущении, наряду с продольной и поперечной волной, поверхностную волну, аналогичную волне Рэлея, убывающую с расстоянием в трехмерном случае как $\frac{1}{\sqrt{r}}$, где r — расстояние от источника.

Изучение колебаний в слое, лежащем на упругом полупространстве, впервые проводилось Лявом [14]. Он показал, что в этом случае свойства рэлеевских волн изменяются, и скорость распространения их будет зависеть от частоты распространяющихся колебаний, т. е. будет иметь место дисперсия скоростей. Он установил также, что при неосесимметрическом воздействии, в случае, когда модуль сдвига μ_1 в слое меньше модуля сдвига μ_2 в полупространстве, кроме диспергирующих рэлеевских волн, вдоль поверхности слоя будут распространяться поверхностные волны другого типа, несущие горизонтальное смещение частиц и линейно поляризованные в плоскости, перпендикулярной направлению распространения. Эти волны, получившие название волн Лява, также обладают дисперсией. К настоящему времени опубликовано большое количество работ, в которых идеи Рэлея, Лэмба и Лява получили дальнейшее развитие. Так, в 1929 г. японским ученым Сэзава [15] был дан общий вывод уравнения частот для рэлеевских волн и приведены дисперсионные кривые для различных отношений модулей сдвига μ_1/μ_2 в слое и полупространстве.

При дальнейшем исследовании общего уравнения частот [16] было обнаружено, что кривые дисперсии рэлеевских волн имеют точку пере-

гиба и состоят из двух ветвей. Первая ветвь кривой дисперсии совпадает с приведенными ранее [15] дисперсионными кривыми для рэлеевских волн в слое, обозначенных авторами символом M_1 . Было высказано предположение, что вторая ветвь кривой дисперсии связана с новым видом поверхностных волн, названных авторами волнами M_2 . Дальнейшее изучение [17] подтвердило высказанное предположение и позволило установить ряд особенностей этих волн. Было установлено, что они суще-

ствуют в диапазоне относительно малых по сравнению с мощностью слоя длин волн, при условии, что скорость распространения упругих колебаний в слое меньше, чем скорость распространения упругих колебаний в полупространстве. При обратном соотношении существование этих волн невозможно. Волны M_2 так же, как и волны M_1 , эллиптически поляризованы, но движение частиц при их распространении происходит по часовой стрелке, в то время как для волн M_1 движение частиц происходит в обратном направ-



Фиг. 1. Теоретические дисперсионные кривые для фазовых скоростей волн M_1 и M_2 .

лении. При распространении волн M_1 преобладает вертикальная компонента смещения, для волн M_2 горизонтальная компонента (X) значительно больше вертикальной. Групповая и фазовая скорости волн M_2 больше групповой и фазовой скорости волн M_1 . В качестве примера на фиг. 1 приведены взятые из работы [17] теоретические дисперсионные кривые для фазовых скоростей волн M_1 и M_2 , рассчитанные при определенных предположениях относительно строения среды. Для волн M_1 и для волн M_2 существует бесконечное число гармоник, соответствующих различным нодальным плоскостям внутри слоя.

Полное и строгое решение задачи Лэмба дали В. И. Смирнов и С. Л. Соболев [18], однако ими не было проведено детального исследования полученного решения. За последние годы задача Лэмба была исследована Г. И. Петрашенин, К. И. Огурцовым и др. [19, 20], причем наиболее подробная физическая трактовка дана в работе К. И. Огурцова [20].

Изучение интерференционных поверхностных волн на границах раздела многослойных сред проводилось Стокли [21, 22, 23], М. А. Наймарком [24, 25], В. И. Кейлис-Бороком [26, 27, 28], Гоголадзе [29, 30] и другими.

Обобщение теоретических результатов [31] приводит к выводу, что все поверхностные волны можно разбить на две большие группы. К первой группе относятся поверхностные волны, образованные объемными мно-

гократно отраженными или преломленными волнами. Фазовая скорость таких волн больше скорости объемных волн. Ко второй группе относятся волны, существование которых невозможно объяснить распространением объемных волн по некоторым лучам. Фазовая скорость этих волн меньше скорости объемных волн. Примером волн первой группы служат волны Лява, образованные наложением многократных отраженных волн типа *SH*. Примером волн второй группы являются волны Рэлея, распространяющиеся вдоль свободной поверхности однородного упругого полупространства. Волны первой группы обладают дисперсией, волны второй группы в полупространстве не дисперсионны и имеют эллиптические траектории движения частиц. Многочисленные типы поверхностных волн, рассчитанные теоретически и наблюдаемые экспериментально, являются модификациями этих двух типов, появление которых объясняется влиянием слоистости среды.

Экспериментальные работы. Изучению поверхностных волн, вызванных искусственными источниками, посвящен ряд экспериментальных работ. В большей части исследований регистрировались колебания, вызываемые взрывами; наблюдения проводились главным образом с вертикальными приборами и в отдельных точках с трехкомпонентной установкой. Колебания регистрировались на расстояниях от нуля до нескольких сотен метров от источника. В результате работ было установлено, что у поверхностных волн, зарегистрированных на небольших удалениях от источника, имеются те же характерные особенности, что и у волн, вызванных землетрясениями: дисперсия скоростей, эллиптические траектории движения частиц, уменьшение амплитуды смещений при погружении источника. Были сделаны попытки с помощью сопоставления наблюдаемых и теоретических дисперсионных кривых фазовых и групповых скоростей определить мощность слоя, с которым связаны эти волны, а также скорости поперечных волн в верхнем слое и в подстилающей среде [8, 9]. Кроме рэлеевских волн, на записи были выделены и другие поверхностные волны, природа которых не была окончательно установлена. Авторами работ был выдвинут ряд гипотез, по разному объясняющих природу этих волн.

В работе [10] описаны результаты экспериментов, проведенных с целью изучения типов волн, возникающих вблизи взрыва. Было показано, что основная часть энергии взрыва приходится на поверхностные волны. Среди поверхностных волн было выделено несколько групп: волны Рэлея, волны Лява и волны *C*, так называемые «связанные» волны, характеризующиеся синфазной записью на всех трех компонентах и наибольшими амплитудами на горизонтальной (*X*) компоненте.

В работе [32] кроме продольных, поперечных и поверхностных волн Рэлея выделены волны групп *C* и *H*, природа которых не была окончательно установлена. Волны группы *C* обладают отчетливой дисперсией. Автор предполагает, что это либо обменная преломленная волна, которая на разных удалениях от пункта взрыва соответствует различным границам

раздела, либо колебание, вызванное многократными отражениями в тонком слое. Волны группы *H* характеризуются большими периодами. Движение частиц эллиптическое, причем направление вращения происходит по часовой стрелке. Автор полагает, что это либо волны Стоули [21], для которых такое направление теоретически возможно, либо это результат наложения продольных и поперечных волн, подходящих снизу под различными углами. В работе [9] по экспериментальным данным выделено две группы поверхностных волн. Одну из них авторы относят к обычной рэлеевской волне, другую к волне *M₂*.

Ограничившись рассмотрением перечисленных работ, отметим, что аналогичные наблюдения проводились рядом других авторов [33—38].

Таким образом, экспериментальные исследования подтверждают факт существования поверхностных волн различных типов, имеющих на записи доминирующий характер. Однако имеющихся данных часто бывает недостаточно для однозначного определения типов поверхностных волн.

§ 2. СЕЙСМОГЕОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА РАБОТ

Работы проводились в районе, где верхнюю часть разреза составляют песчано-глинистые породы четвертичного возраста. Мощность этих пород 15—20 м. Ниже залегают карбонатные породы каменноугольного возраста, представленные в основном известняками и доломитами. Они имеют мощность около 80 м и подстилаются толщей переслаивания глинистых и карбонатных пород. Проведенными работами была изучена верхняя часть разреза до глубины 17—20 м. В верхней песчано-глинистой толще расположены две преломляющие границы, одна на глубине $h_1 = 1,5—2,5$ м, со скоростью распространения продольных волн вдоль нее $V_{1r} = 500$ м/сек, вторая — на глубине $h_2 = 9$ м, со скоростью распространения продольных волн $V_{2r} = 700$ м/сек. Третья преломляющая граница, приуроченная к кровле известняков, расположена на глубине $h_3 = 15—17$ м, скорость распространения продольных волн вдоль нее $V_{3r} = 3000$ м/сек. Средние скорости продольных волн до каждой из границ, определенные по точке пересечения годографов, соответственно равны: $\bar{V}_{1r} = 300$ м/сек, $\bar{V}_{2r} = 450$ м/сек и $\bar{V}_{3r} = 600$ м/сек.

§ 3. АППАРАТУРА И МЕТОДИКА НАБЛЮДЕНИЙ

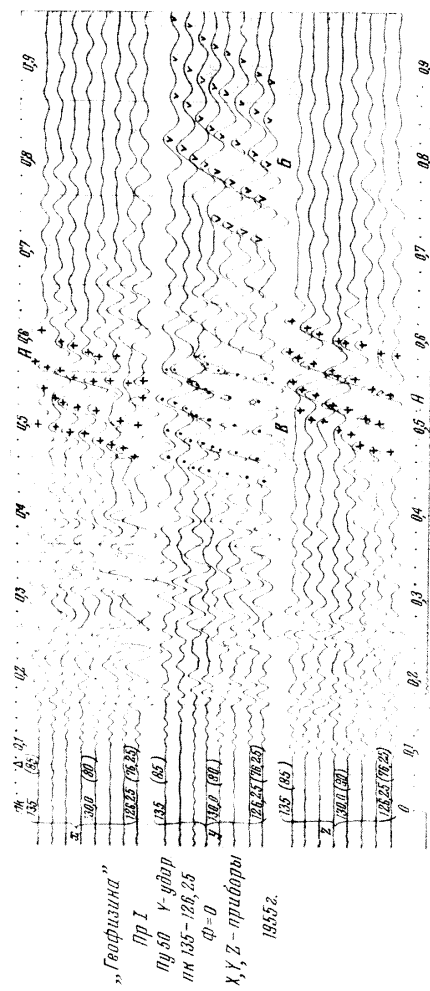
Были проведены эксперименты по регистрации поверхностных волн тремя сейсмическими станциями: высокочастотной ВЧ-24 (на фильтрации $\Phi = 1 \div 2$ с резонансной частотой $f_{рез} = 80$ гц), среднечастотной СС-26-51-Д (на фильтрации $\Phi = 0$ с $f_{рез} = 60$ гц) и широкополосной двенадцатиканальной станцией, усилители которой имели почти плоскую характеристику в диапазоне частот от 20 до 120 гц [39]. При работе с двумя первыми станциями использовались сейсмографы СПМ-16, при работе

с широкополосной станцией приборы СЭДС с собственной частотой $f = 11$ гц. Ниже проводится анализ материала, полученного при работах со среднечастотной и широкополосной станциями, поскольку при наблюдениях с высокочастотной станцией поверхностные волны не были зарегистрированы. Наблюдения проводились на продольном профиле длиной 130 м, на концах которого располагались пункты удара. В пунктах удара были выкопаны ямы глубиной около метра и размерами $0,7 \times 1,8$ м². В стенки и дно ямы были закопаны деревянные колы, выступающие примерно на 30 см над поверхностями стенок и дна. В стенки ямы колы вбивались горизонтально, параллельно направлению профиля для создания X-удара и перпендикулярно направлению профиля для создания Y-удара. В дно ямы кол вбивался вертикально и служил для создания Z-удара. Возбуждение производилось ударами молота по колам. Колебания одновременно регистрировались вертикальными (Z) и горизонтальными приборами. Горизонтальные приборы располагались перпендикулярно (Y) и параллельно (X) направлению профиля. Три прибора (один вертикальный и два горизонтальных) помещались в одну ямку глубиной в 30 см и сверху засыпались землей. Расстояние между такими установками равнялось 1,25 м. От одного удара на сейсмограмме записывались одновременно колебания в восьми точках профиля на всех трех компонентах. Это позволило параллельно с изучением характера движения частиц в отдельных точках профиля вести корреляционное прослеживание вдоль профиля всех трех компонент колебаний почвы. Кроме горизонтальных и вертикальных приборов использовались тринадцатиканальные азимутальные установки (АЗ) с углами наклона приборов к горизонту $\theta = 30^\circ$ или $\theta = 45^\circ$. Расстояние между азимутальными установками было различно, но обычно не превышало 5—7 м. Регистрация колебаний, вызванных одним и тем же ударом, проводилась одновременно либо двумя азимутальными установками, либо одной АЗ и двенадцатью позиционными (X, Y, Z) приборами.

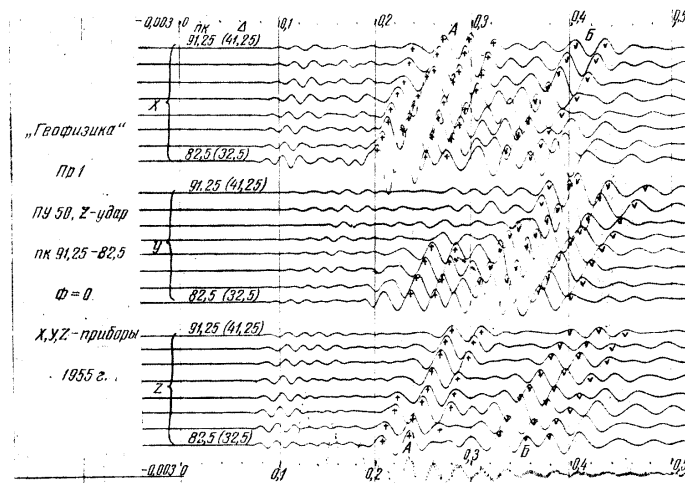
§ 4. ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫЕ ПОВЕРХНОСТНЫЕ ВОЛНЫ

О влиянии направленности источника на характер записи. Прежде, чем переходить к описанию сейсмограмм, отметим, что изменение направления удара (X, Y, Z) не оказывало существенного влияния на характер записи. При любом направлении удара на сейсмограммах регистрируются в основном одни и те же волны. Во многих случаях их интенсивность и форма записи (число фаз, отношение амплитуд отдельных фаз) несколько меняются, но кинематические особенности волн всегда неизменны. Таким образом, источник оказался почти ненаправленным. Это связано, вероятно, со значительной неоднородностью среды вблизи источника, что может быть обусловлено наличием искусственных выемок в пунктах удара. В дальнейшем при описании сейсмограмм будет дана характеристика волн без указания направления удара, при котором зарегистрированы эти волны.

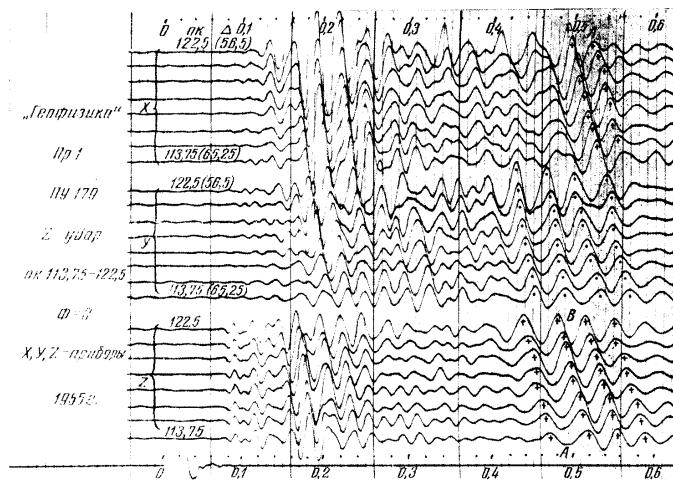
Группы волн. На сейсмограммах в области последующих вступлений были зарегистрированы три группы низкочастотных многофазных волн



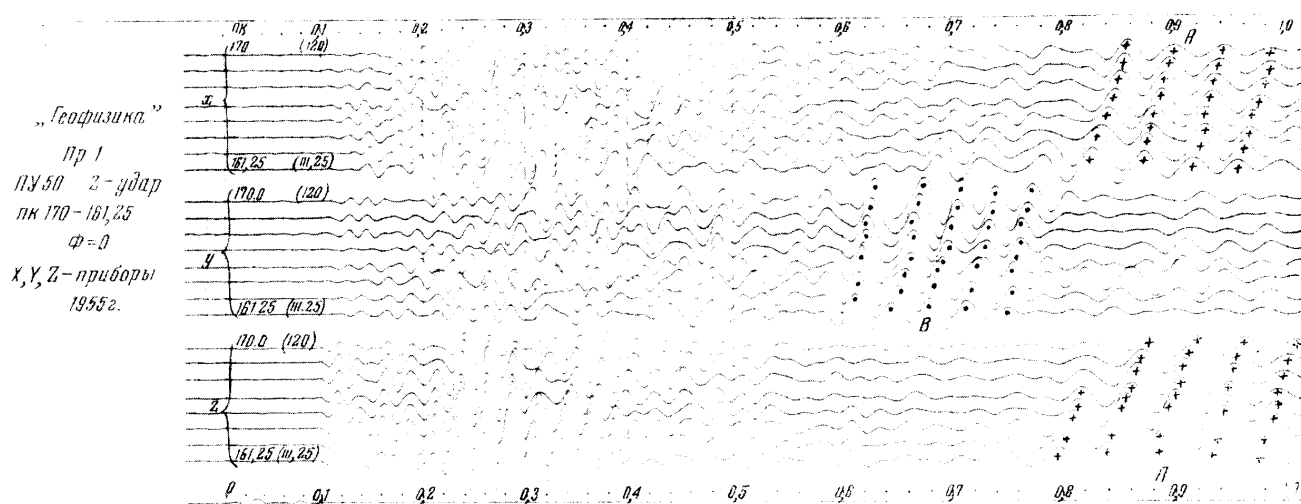
Фиг. 2. Характер записи волн групп А, В и В на сейсмограммах.



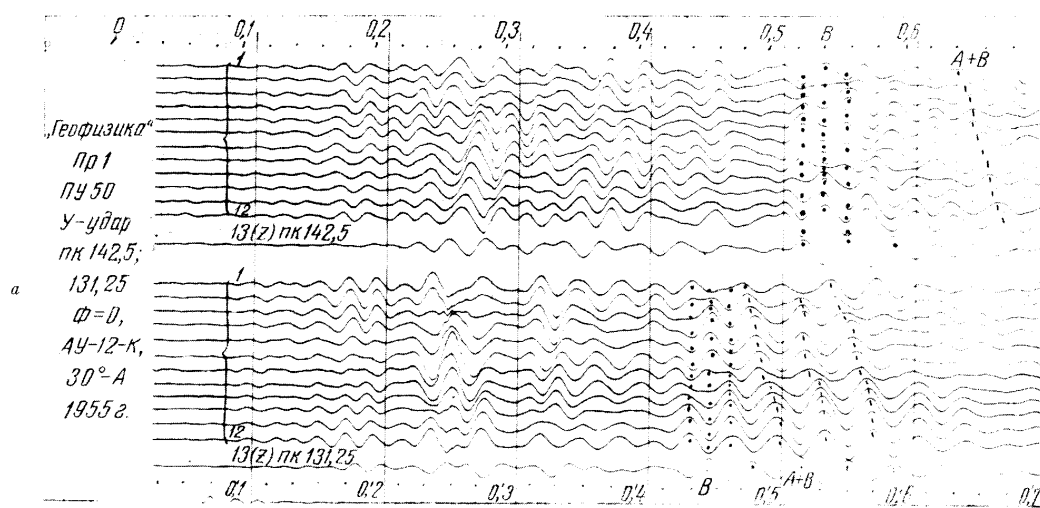
Фиг. 3. Регистрация волн группы А вблизи от источника колебаний

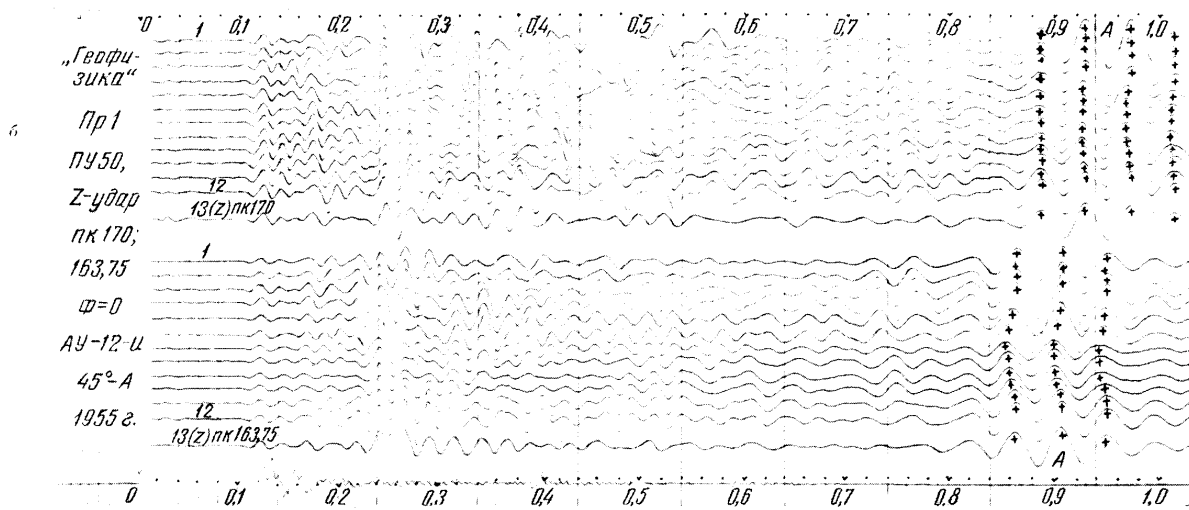


Фиг. 4. Одновременная регистрация волн групп А и В на сейсмограммах.



Фиг. 5. Отсутствие волн группы А на записи Y-компоненты.





Фиг. 6. Характер записи волн группы А на АУ:
а — в зоне интерференции с волнами группы В, б — при отсутствии интерференции.

с малыми кажущимися скоростями, обозначенные индексами *A*, *B* и *B* (фиг. 2).

Группа *A*. Эта группа волн уверенно прослеживается на записи *X*- и *Z*-компонент и практически отсутствует на записи *Y*-компоненты. Волны группы *A* выделяются на сейсмограммах на расстояниях 20—30 м от источника возбуждения и прослеживаются до конца интервала наблюдений. Интенсивность этой группы на записи *X*-компоненты сравнима, а иногда и превосходит интенсивность на записи *Z*-компоненты. Обычно одновременно прослеживаются три — четыре фазы. Для волны группы *A* характерно быстрое затухание начальных фаз и появление на записи все более поздних фаз с увеличением расстояния от источника при сохранении общей длительности записи.

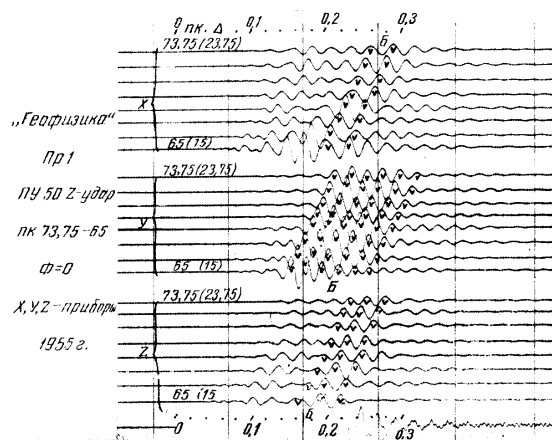
На записи *Y*-компоненты колебания с кажущейся скоростью, близкой к скорости волн группы *A*, можно выделить только в начале интервала наблюдений до расстояний $\Delta < 50$ м (фиг. 3). На больших расстояниях в те моменты времени, в которые на записи *X*- и *Z*-компонент регистрируется группа *A*, на записи *Y*-компоненты появляется интенсивная группа волн *B*, и нельзя установить, присутствует ли группа *A* на записи *Y*-компоненты (фиг. 4). Однако на расстояниях $\Delta > 90$ м, благодаря различным кажущимся скоростям и быстрому затуханию первых фаз группы *A*, волны групп *A* и *B* должны оказаться разрешенными во времени, но несмотря на это, волны группы *A* на записи *Y*-компоненты не регистрируются (фиг. 5).

Кажущаяся скорость волны группы *A* меняется от 200 м/сек для начальных фаз до 250 м/сек для последних, а видимая частота на записи от 35 до 20 гц, соответственно.

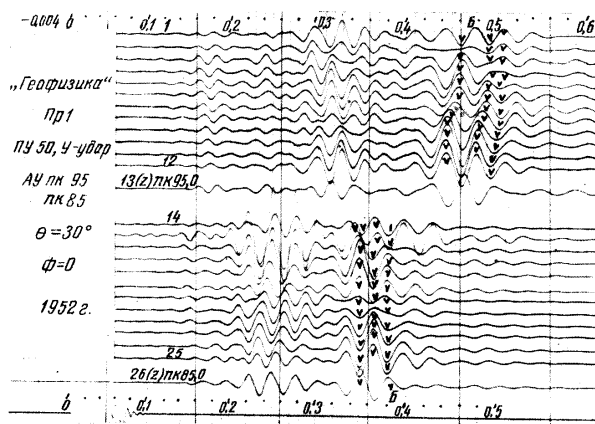
На записи азимутальных установок (АУ) на большей части пикетов волны группы *A* имеют сложный характер записи. Это вызвано одновременной регистрацией на АУ волн группы *A* и группы *B* (фиг. 6, а). На больших удалениях от источника возбуждения ($\Delta > 90$ м), там, где группа *A* прослеживается вне зоны интерференции с группой *B*, для нее характерны криволинейные оси синфазности с экстремумом, свойственные эллиптически поляризованным волнам (фиг. 6, б).

Группа *B* при наблюдениях со среднечастотной аппаратурой была зарегистрирована только из одного пункта удара. При наблюдениях из другого ее удалось выделить только в начале интервала наблюдений; при $\Delta > 40$ м она не была отмечена на сейсмограммах. Волны этой группы, как и волны группы *A*, удается проследить почти от самого источника, на записи эта группа регистрируется вслед за группой *A* (фиг. 3).

Характерной особенностью группы *B* является одновременная регистрация ее на всех трех компонентах (фиг. 7). Однако запись на *Y*-компоненте значительно превосходит по интенсивности и длительности (числу фаз) запись на двух других компонентах. Кажущаяся скорость волн группы *B* — 120 ÷ 140 м/сек, преобладающая частота на записи меняется от 40 гц для начальных фаз до 30 гц для последних. На всем протяжении



Фиг. 7. Характер записи волн группы В на трех компонентах.



Фиг. 8. Характер записи волн группы В на АУ.

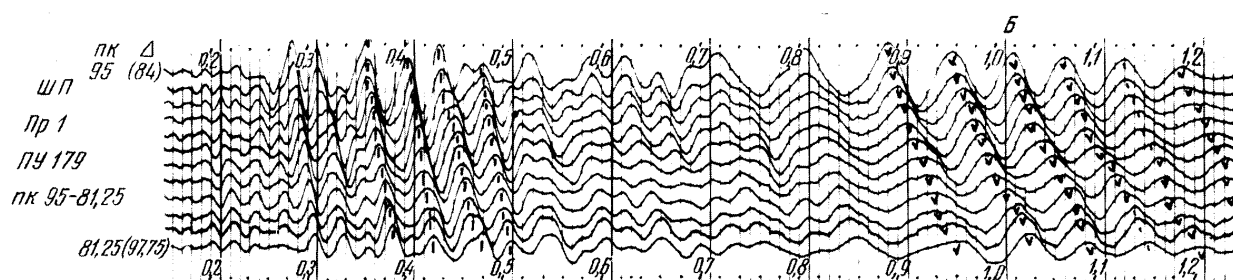
интервала регистрации группа состоит из нескольких периодов, обычно трех — четырех, иногда число их достигает шести (фиг. 7). Характер записи этой группы на АУ сложный, форма осей синфазности не сохраняется даже на записи двух близких установок, расположенных на расстоянии 7—10 м друг от друга (фиг. 8). Большой частью оси синфазности для волн этой группы криволинейны. На некоторых пикетах оси синфазности вертикальны с обращением фаз, характерным для поперечных волн, но плоскость поляризации не сохраняется постоянной.

С широкополосной станцией были проведены специальные опытные работы по изучению группы В. Наблюдения проводились на том же участке профиля из четырех пунктов удара, расположенных на расстоянии 40 м друг от друга. Колебания создавались У-ударами и регистрировались У-приборами (УУ). На сейсмограммах были зарегистрированы интенсивные многофазные волны группы В (фиг. 9). Частота их на широкополосной аппаратуре меняется для различных фаз от 50 до 10 гц, фазовые скорости от 120 до 200 м/сек.

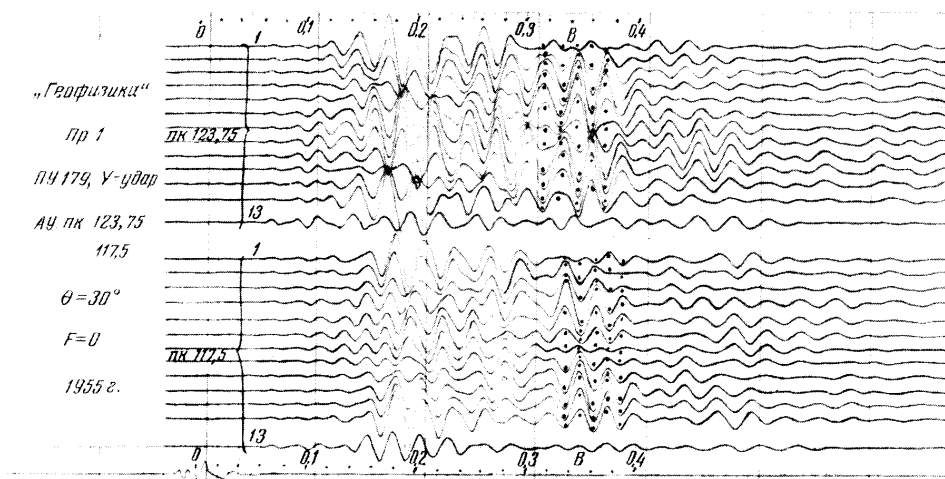
Группа В. Эта группа зарегистрирована при наблюдениях из обоих пунктов удара только на записи У-компоненты. Она появляется на записи на расстояниях $\Delta > 50$ м при t равном 0,5—0,6 сек и прослеживается до конца интервала наблюдений (фиг. 2, 4, 5). Кажущаяся скорость этой группы 330—380 м/сек, видимая частота записи 30—35 гц. Обычно одновременно прослеживаются четыре — пять периодов. Затухание фаз значительно более слабое, чем у группы А. На записи азимутальных установок волны группы В имеют четкие вертикальные оси синфазности с обращением фаз, характерным для поперечных волн, поляризованных в плоскости, перпендикулярной профилю (фиг. 10).

Годографы. Были построены годографы всех фаз колебаний, зарегистрированных на различных компонентах. На фиг. 11, 12 приведены годографы, построенные по записи Z-компоненты при наблюдениях из двух различных пунктов удара. В интервале $t = 0,1 \div 0,2$ сек построены годографы продольных преломленных волн, которые в работе не рассматриваются. Годографы фаз группы А, построенные для различных пунктов удара, имеют одинаковую кажущуюся скорость, но несколько отличаются по времени регистрации ($\Delta t = 0,03$ сек). Годограф группы В построен только для одного пункта удара, так как при наблюдениях из другого пункта эту группу, как указывалось ранее, выделить не удалось. Общая длина годографа группы В значительно меньше длины годографа группы А, число фаз также меньше.

На фиг. 13 приведены годографы групп В и В, построенные по записи У-компоненты. Годограф группы В протяженнее и состоит из большего количества фаз, чем годограф этой группы, построенный по записи Z-компоненты. Годограф группы В построен большей частью по пяти фазам. При рассмотрении годографов фаз отчетливо видно различие в кажущейся скорости, характерной для каждой из групп, и постепенное увеличение кажущейся скорости с удалением от источника.

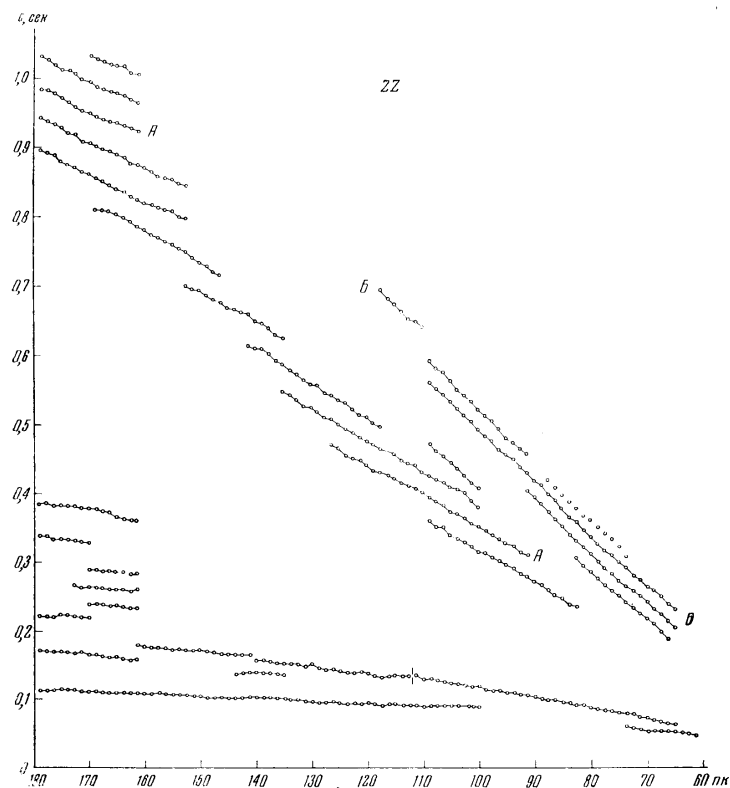


Фиг. 9. Характер записи волн группы *Б* при наблюдениях на широкополосной аппаратуре.



Фиг. 10. Регистрация волн группы *В* на ЛУ.

Графики амплитуд $A = A(x)$. Для всех трех групп волн были построены графики изменения амплитуд с удалением от источника возбуждения. Графики построены для волн, зарегистрированных из одного

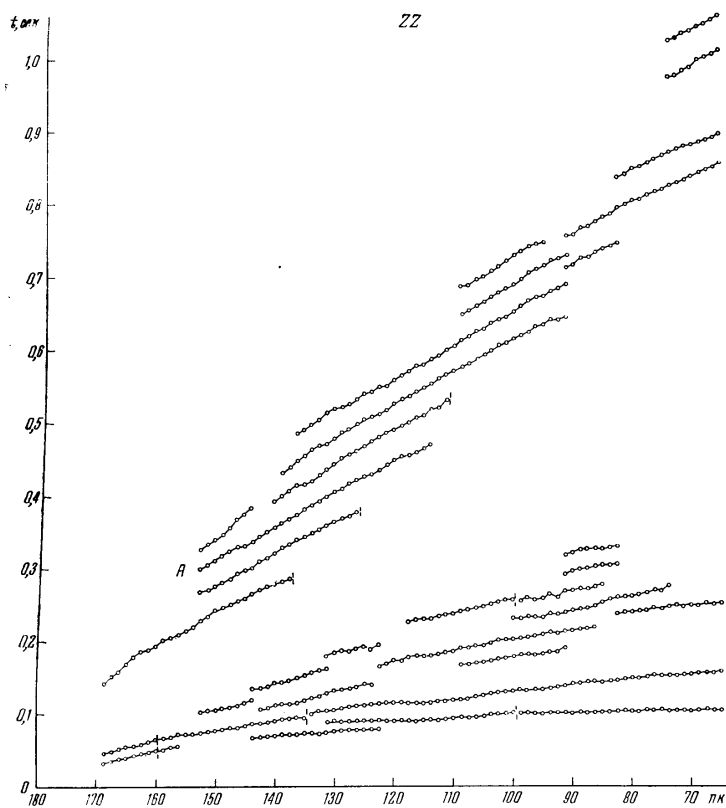


Фиг. 11. Годографы зарегистрированных групп волн (ZZ).

пункта удара, для разных фаз соответствующих групп. Из этих графиков видно, что наибольшее затухание имеет группа А, самое слабое — группа В. Для группы В характерно различное затухание для разных фаз. Начальные фазы затухают быстрее, чем последующие (фиг. 14).

Траектории движения частиц. Использование трех приборов, расположенных в одной точке, для одновременной регистрации трех компонент колебаний почвы дало возможность построить траектории движения

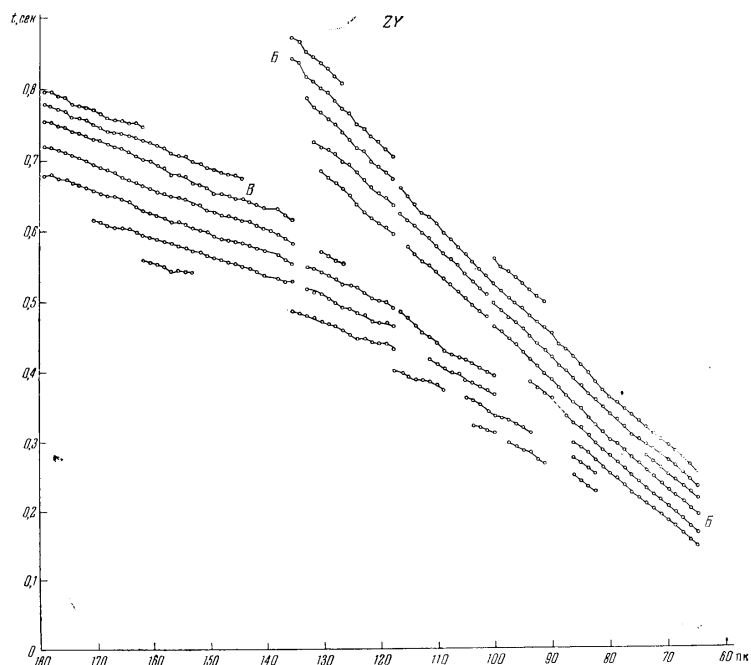
частиц для всех трех групп волн. Применялась следующая техника построения траекторий движения частиц. Выбиралась запись трехкомпонентной установки, на которой исследуемое колебание не было искажено интерференцией с другими волнами. Интервалы между каждыми двумя



Фиг. 12. Голографы зарегистрированных групп волн (ZZ).

марками (0,01) разбивались на 3 равные части, и проводились дополнительные марки примерно через 0,003 сек. Затем измерялась амплитуда колебания на каждой марке по каждой компоненте, и строились траектории движения частиц для разных плоскостей (XZ, YZ, YX). Графики развернуты во времени. Чтобы не усложнять чертеж, каждый замкнутый цикл

колебаний строился отдельно. Графики, представленные на фиг. 15—18, могут быть названы траекториями движений частиц лишь условно, так как на сейсмограммах при сейморазведочных работах обычно регистрируются не смещения, а производные некоторых порядков от смещений.



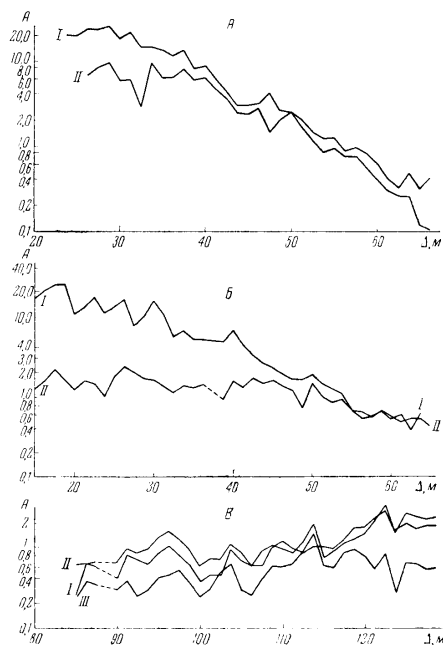
Фиг. 13. Годографы зарегистрированных волн (ZY).

Однако, направление вращения в этих траекториях совпадает с истинным, и этого достаточно для характеристики поляризации каждой из трех групп волн.

а) *Группа А.* Траектории частиц этой группы волн в плоскости XZ имеют вид эллипсов с направлением вращения по часовой стрелке. Эллипсы большей частью вытянуты вдоль оси X (фиг. 15). В других плоскостях траектории иногда также эллиптические, но обычно имеют вид интерференционных кривых.

б) *Группа Б.* До расстояний 60—70 м от источника траектории движения частиц в плоскости XZ имеют вид эллипсов с направлением вращения против часовой стрелки. Большая ось эллипса обычно наклонена по

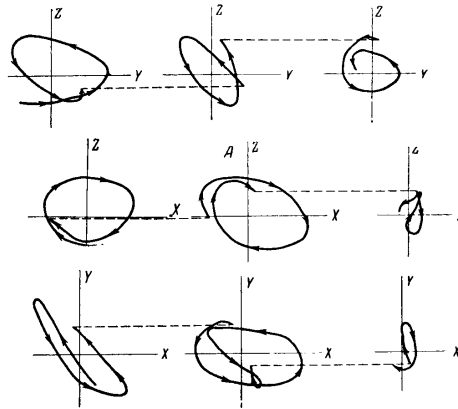
отношению к оси координат (фиг. 16,а). При больших удалениях от источ-



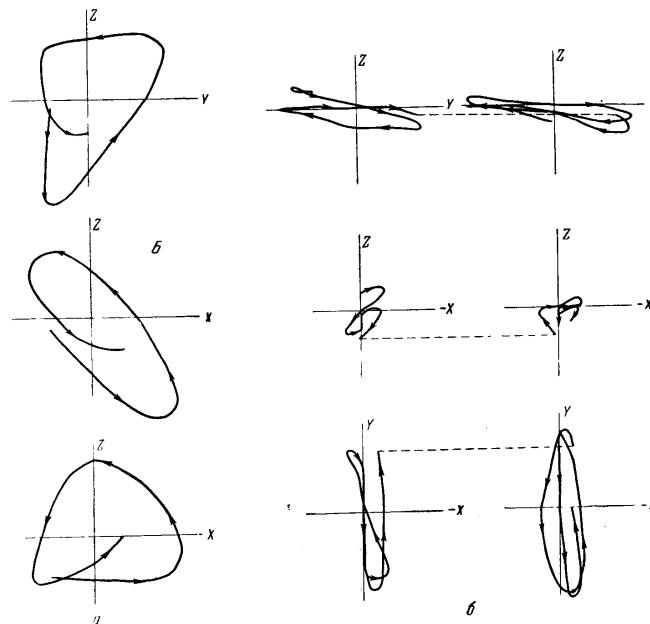
Фиг. 14. Графики $\lg A = f(\Delta)$ для различных групп волн.

ника траектории движения частиц в этой плоскости приобретают вид кривых, соответствующих интерференционным волнам. В других плоскостях в начале интервала прослеживания траектории движения частиц имеют большей частью вид эллипсов, с удалением от источника эллипсы все больше вытягиваются вдоль оси Y . В конце интервала прослеживания траектория имеет ось Y , в 5—10 раз превосходящую ось Z (фиг. 16,б).

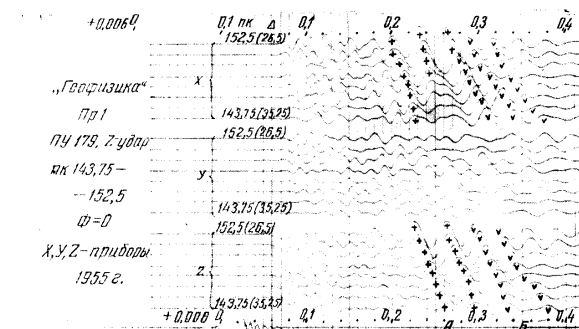
Как уже отмечалось, волны группы B были выделены на сейсмограммах, полученных при наблюдениях только из одного пункта удара. Построение траекторий движения частиц помогло обнаружить эту группу на записи, полученной при наблюдениях из другого пункта удара. При построении траекторий в плоскости XZ по цугу колебаний, первоначально ошибочно целиком относимых к группе A , было обнаружено, что, начиная с некоторого момента времени, направление вращения по часовой



Фиг. 15. Траектории движения частиц для волн группы А ($\Delta = 56,5$ м)

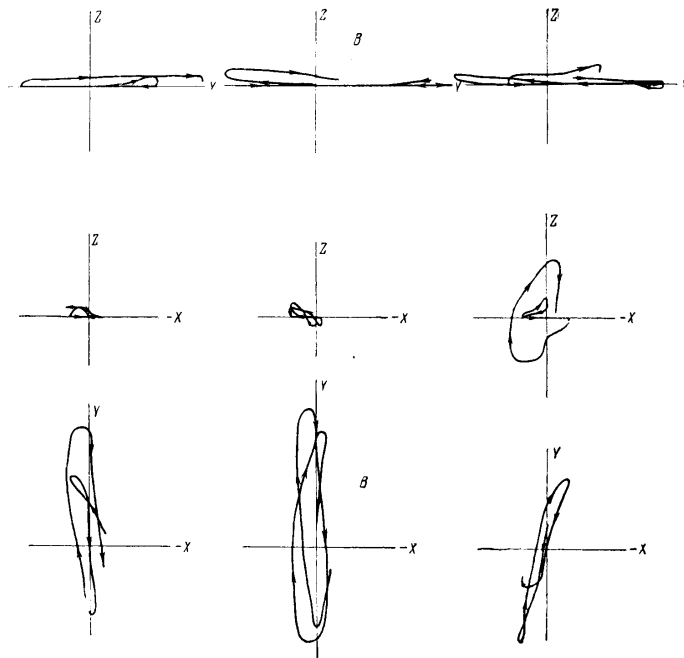


Фиг. 16. Траектории движения частиц для волн группы В
 а — вблизи от источника колебаний, $\Delta = 10,25$ м, б — вдали от источника колебаний, $\Delta = 76,25$ м



13 Труды Ин-та физики Земли, № 6

стрелке, характерное для группы A , меняется на обратное, свойственное группе B (фиг. 17). Такое изменение в направлении вращения было отмечено в траекториях, построенных для колебаний, зарегистрированных на различных расстояниях от источника, что позволило выделить



Фиг. 18. Траектории движения частиц для волн группы B ($\Delta = 408.75$).

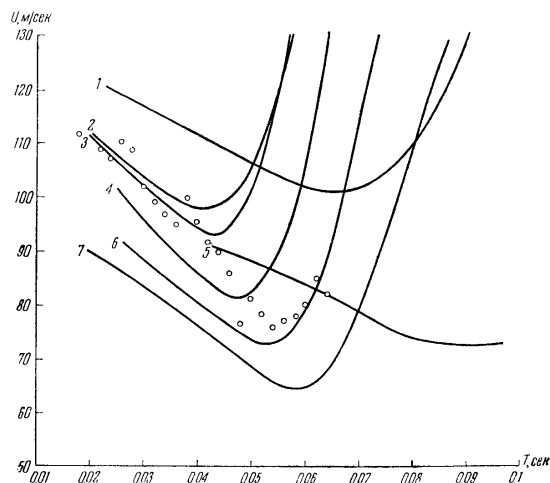
группу B на запись. Группа A при наблюдениях из этого пункта удара регистрируется несколько позднее, чем при наблюдениях из другого, поэтому на записи волны групп A и B оказались неразрешенными, и только построение траекторий позволило провести разделение (фиг. 17).

е) *Группа B* . На расстояниях $\Delta > 90$ м, там, где волны группы B не искажены интерференцией с волнами группы A , траектории движения частиц для группы B близки к прямым линиям, вытянутым вдоль оси Y (фиг. 18).

Таким образом, траектории движения частиц для всех трех групп волн существенно отличаются друг от друга: волны группы B линейно поляризованы, в то время как волны группы A и B эллиптически поляризо-

ваны и характеризуются различным направлением движения частиц.

Дисперсионные кривые. Для волн, зарегистрированных со среднечастотной аппаратурой, построить дисперсионные кривые фазовых и групповых скоростей не удалось, хотя некоторую дисперсию можно отметить на записи. Для волн группы В, зарегистрированных при наблюдениях



Фиг. 19. Сопоставление наблюдаемых данных с теоретическими дисперсионными кривыми фазовой скорости для волн Лява

1 — $b_1 = 125$ м/сек, $b_2 = 310$ м/сек, $h = 2,5$ м; 2 — $b_1 = 120$ м/сек, $b_2 = 290$ м/сек, $h = 1,5$ м; 3 — $b_1 = 120$ м/сек, $b_2 = 330$ м/сек, $h = 1,5$ м; 4 — $b_1 = 110$ м/сек, $b_2 = 330$ м/сек, $h = 1,5$ м; 5 — $b_1 = 100$ м/сек, $b_2 = 330$ м/сек, $h = 2,5$ м; 6 — $b_1 = 100$ м/сек, $b_2 = 290$ м/сек, $h = 1,5$ м; 7 — $b_1 = 95$ м/сек, $b_2 = 330$ м/сек, $h = 1,5$ м.

с широкополосной аппаратурой и У-приборами, была построена дисперсионная кривая групповой скорости (фиг. 19). Построение дисперсионной кривой проводилось следующим образом. Для каждого пикета определялись на записи времена прихода всех максимумов колебаний в группе и соответствующие периоды. Групповая скорость для каждого максимума вычислялась путем деления расстояния от пункта удара на время прихода и наносилась на график $U = f(T)$ против периода колебаний, определенного для того же участка записи. Теоретическое обоснование такого способа определения групповой скорости в случае распространения нестационарного диспергирующего колебания дано в работе [40]. Путем статистической обработки множества точек была вычислена дисперсион-

ная кривая. Диапазон изменения групповых скоростей $\Delta U = 35$ м/сек. Минимальная групповая скорость $U_{\text{мин}}$ около 75 м/сек и соответствует периоду $T = 0,052$ сек. Интерпретация этой дисперсионной кривой будет приведена ниже.

§ 5. ГИПОТЕЗЫ О ПРИРОДЕ ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫХ ВОЛН

Для всех трех групп выделенных волн характерны следующие особенности:

1. Регистрация только в последующей части сейсмограмм. Ни одна из трех зарегистрированных групп волн не отмечается в области первых вступлений.
2. Относительно низкие частоты и длинный пуг колебаний (до 5—6 экстремумов одновременно).
3. Малые скорости распространения колебаний, значительно меньшие, чем скорости продольных волн в этом районе.
4. Наличие некоторой дисперсии скоростей.

Все эти признаки позволяют отнести перечисленные группы к поверхностным волнам различных типов. Рассмотрим каждую из выделенных групп.

Волны группы В. Наиболее уверенные заключения можно сделать о волнах этой группы. Суммируем основные особенности:

1. Отчетливо выделяется на записи при регистрации на Y -приборах и отсутствует на сейсмограммах, полученных при наблюдениях с X - и Z -приборами.
2. Не регистрируется в непосредственной близости от источника возбуждения, а начинает проследиваться на записи при удалении на некоторое расстояние от пункта удара.
3. На азимутальных сейсмограммах волны этой группы имеют вертикальные оси синфазности с обращением фаз, свидетельствующим о том, что плоскость поляризации волн перпендикулярна плоскости профиля.
4. Траектория движения частиц близка к прямым линиям, расположенным вдоль оси Y .
5. Волны обладают некоторой дисперсией, хотя истинный характер дисперсии нельзя было изучить из-за малой длины интервала наблюдений и недостаточно широкой полосы пропускания канала.

Совокупность этих признаков позволяет с достаточной уверенностью отнести волны группы B к поверхностным волнам Лява. Из-за малых интервалов наблюдений не удалось построить дисперсионные кривые, позволяющие определить мощность слоя, с которым связаны эти волны. Однако, зная строение среды, в которой распространяются волны, можно сделать некоторые предположения о возможной мощности слоя.

Известно [14], что скорость распространения волн Лява всегда больше скорости поперечных волн в слое и не превосходит скорости поперечных волн в подстилающей среде. Скорость наблюдаемых волн Лява 340—380 м/сек.

Средние скорости продольных волн до известных преломляющих границ равны: 300, 450, 600 м/сек. Скорости поперечных волн до этих границ неизвестны, однако можно определить максимально возможные для рыхлых пород скорости поперечных волн, исходя из предположения, что соотношение скоростей продольных и поперечных волн равно $\sqrt{3}$. В этом случае средние скорости поперечных волн будут равны: до первой преломляющей границы 170 м/сек, до второй — 260 м/сек, до третьей — 350 м/сек. Так как регистрировались только высокочастотные компоненты волн Лява, то скорость этих волн должна быть близка к скорости поперечных волн в верхнем слое.

Исходя из этого, можно считать, что таким слоем для наблюдаемых волн Лява служит вся верхняя толща до границы мощностью 14—17 м.

Волны группы *B*. Для этой группы характерны следующие особенности:

1. Регистрируется при наблюдениях на всех трех компонентах.
2. Наибольшей интенсивностью обладает на записи Y -компоненты и прослеживается при наблюдениях с Y -компонентой на больших удалениях от источника возбуждения.
3. На азимутальных сейсмограммах волны этой группы имеют большей частью криволинейные оси синфазности, характерные для интерференционных волн. На сейсмограммах, полученных в конце интервала прослеживания, волны часто имеют вертикальные оси синфазности с обращением фаз, показывающим, что плоскость поляризации этих волн перпендикулярна плоскости профиля.
4. Во всех трех плоскостях (XY , YZ , XZ) волны этой группы имеют на большей части интервала прослеживания эллиптические траектории движения частиц: в конце интервала прослеживания траектории вытянуты вдоль оси Y .
5. В плоскостях XZ направление вращения частиц — против часовой стрелки.
6. Отчетливая дисперсия при регистрации (YY) на широкополосной аппаратуре.

Все эти признаки заставляют предполагать, что группа *B* является интерференционной и образована наложением поверхностных волн двух типов — волн Рэлея и волн Лява. С помощью трехкомпонентной записи эти волны удается разделить: на X - и Z -компонентах регистрируется волна Рэлея, на Y -компоненте в те же моменты времени регистрируется волна Лява. Волна Лява доминирует на записи. На азимутальных сейсмограммах оба типа волн регистрируются одновременно, что дает на записи сложную интерференционную картину. Судя по малым скоростям распространения этих волн, можно предполагать, что они связаны с самым верхним слоем изучаемой среды, в отличие от волн группы *B*, имеющих большие скорости и связанных со слоем большей мощности.

При регистрации волн группы *B* на широкополосной аппаратуре минимальная фазовая скорость, вычисленная по логограммам, равна 120—125 м/сек. Следовательно, скорость поперечных волн в слое, с кото-

рым связаны эти волны, не может быть больше этого значения, так как известно, что фазовая скорость волн Лява не меньше скорости поперечных волн в слое. Были рассчитаны теоретические дисперсионные кривые групповой скорости для волн Лява, распространяющихся в слое, лежащем на полупространстве, при различных значениях v_1 и v_2 — скоростей поперечных волн в слое и в полупространстве и h_1 — мощности слоя. Расчеты велись по формуле

$$U = c - \frac{c^2 - b_1^2}{cf},$$

где c — фазовая скорость волн Лява, определялась из уравнения

$$\operatorname{tg} \frac{2\pi H}{\lambda} \sqrt{\frac{c^2}{b_1^2} - 1} = \frac{\mu_2}{\mu_1} \sqrt{\frac{1 - \frac{c^2}{b_2^2}}{\frac{c^2}{b_1^2} - 1}},$$

$$f = 1 + \frac{k^2 \cos^2 \theta}{\theta \operatorname{tg} \theta} + \frac{\operatorname{tg} \theta \cos^2 \theta}{\theta}; \quad \theta = \frac{2\pi H}{\lambda} \sqrt{\frac{c^2}{b_1^2} - 1},$$

где H — мощность, λ — длина волны.

Отношение плотностей в слое и полупространстве $\frac{\rho_2}{\rho_1}$ принималось равным 1. Теоретические дисперсионные кривые приведены на фиг. 19. Отметим, что небольшие изменения параметров среды вызывают значительное изменение хода кривых.

Полного совпадения с наблюдаемой дисперсионной кривой на всем ее протяжении ни у одной из теоретических кривых не наблюдается. Этого и следовало ожидать, так как схема строения среды при расчетах была представлена упрощенно: слой на полупространстве. В действительности, как показали наблюдения с продольными преломленными волнами, среду можно рассматривать как три слоя на полупространстве. Поэтому с наблюдаемой кривой сопоставлялись только левые высокочастотные части теоретических кривых, для которых такое упрощенное представление о строении среды было допустимо. Наилучшее совпадение с наблюдаемой кривой имеет теоретическая кривая, рассчитанная в предположении $h = 1,5$ м, $b_1 = 120$ м, $b_2 = 330$ м/сек. В этом случае отношение скоростей продольных и поперечных волн в верхнем слое равно 2,5, а в нижнем — 1,5. Последнее значение несколько меньше известных по литературе величин k_1 для верхних слоев.

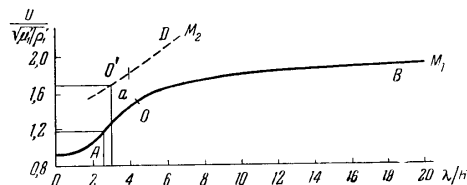
Волны группы А. Эти волны отличаются следующими характерными особенностями:

1. Волны этой группы в большинстве случаев более интенсивны на записи X -компоненты, чем на записи Z -компоненты, и практически не отмечаются на записи — Y -компоненты.

2. Время регистрации их на запись промежуточное между временем регистрации продольных волн и временем регистрации рэлеевских волн, входящих в состав группы *B*.

3. Траектории движения частиц в плоскости *ZX* имеют вид эллипсов, причем направление вращения в них происходит по часовой стрелке.

4. На азимутальных сейсмограммах волны этой группы имеют оси синфазности, характерные для эллиптически поляризованных волн.



Фиг. 20. Теоретические дисперсионные кривые для волн M_1 и M_2

Все эти признаки позволяют отнести волны группы *A* к поверхностным волнам M_2 . Теоретическая возможность существования волн M_2 в слоистой среде была установлена Сезава [16], при специальных сейсмических наблюдениях поверхностных волн они также были зарегистрированы [30]. То обстоятельство, что эти волны не были отмечены ранее при проведении обычных сейсмических работ, объясняется, вероятно, следующими причинами: 1) на записи вертикальных приборов они имеют меньшую интенсивность, чем на записи горизонтальных приборов, а сейсмические работы проводятся в основном с вертикальными приборами; 2) они часто регистрируются в едином цуге с рэлеевскими волнами, и их трудно разделить на записи. Определим мощность слоя, с которым связаны волны M_2 . Как уже отмечалось, глубины преломляющих границ равны, примерно, 1,5, 9 и 16 м. Преобладающая длина волны в колебаниях группы *A* равна $\lambda_A = 200 \text{ м/сек} \times 0,229 \text{ сек} \approx 6 \text{ м}$. Отношения λ/H для соответствующих слоев будут равны 3,9; 0,645, 0,362. Как видно из фиг. 20, на которой изображены теоретические дисперсионные кривые фазовой скорости для волн M_1 и M_2 в случае, близком к рассматриваемому, при $\lambda/H < 1$ волны M_2 не существует. При $\lambda/H = 3,9$ отношение скоростей волн M_2 и поперечных волн в слое равно 1,67, т. е. скорость поперечных волн в слое равна 120 м/сек. Это значение скорости совпадает с величиной, полученной по дисперсионной кривой групповой скорости для волн группы *B*. Таким образом, поверхностные волны группы *A*, как и волны групп *B*, связаны с самым верхним слоем мощностью в 1,5 м.

Знание скоростей продольных и поперечных волн в двух верхних слоях и средних скоростей продольных и поперечных волн во всей трех-

слоистой песчано-глинистой толще позволило оценить возможные величины коэффициентов Пуассона в среде. Коэффициенты Пуассона для двух верхних слоев равны соответственно $\sigma_1 = 0,4$, $\sigma_2 = 0,1$, для всей песчано-глинистой толщи до границы известняков — 0,25.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов экспериментальных работ по изучению поверхностных волн вблизи источника позволяет сделать следующие выводы:

1. При возбуждении колебаний ударами на небольших ($\Delta < 150$ м) расстояниях от источника на записи в области последующих вступлений наблюдается сложная волновая картина наложения ряда поверхностных волн.

2. Совместное использование корреляционных записей каждой из трех компонент и азимутальных сейсмограмм позволяет уверенно разделить волны на ряд отдельных групп с близкими временами прихода и кажущимися скоростями.

3. Интенсивные поверхностные волны были зарегистрированы с низкочастотными фильтрациями стандартной аппаратуры и с широкополосной аппаратурой. Для изучения дисперсионных свойств волн необходимо использовать широкополосную аппаратуру.

4. Использование при изучении каждой из регистрируемых групп волн совокупности кинематических и динамических признаков (времени прихода фаз, кажущихся скоростей, формы и частоты колебаний, характера записи на азимутальных установках, траекторий движения частиц) позволяет расшифровать природу волн. В результате интерпретации показано, что вблизи источника зарегистрированы поверхностные волны Рэлея, Лява и M_2 (Сезава), связанные с различными слоями. Сделана попытка определить параметры среды по данным поверхностных волн.

Дальнейшее экспериментальное изучение поверхностных волн на различных удалениях от источника с широкополосной аппаратурой позволит оценить возможности использования поверхностных волн в сейсморазведке.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Ф. Бончковский. Внутреннее строение Земли. М., Изд-во АН СССР, 1953.
2. В. Ф. Бончковский. Толщина земной коры. Природа, 1945, № 5.
3. M. Ewing, F. Press. Crustal structure and surface wave dispersion. Bull. Seismol. Soc. Amer., v. 40, 1950.
4. W. S. Jardetzky, F. Press. Crustal structure and surface wave dispersion. Bull. Seismol. Soc. Amer., v. 43, N 2, 1953.
5. M. Ewing, F. Press. Propagation of earthquake waves along oceanic paths. Union geodes. et geophys. internat., Travaux scient., v. 1, 1952.
6. T. S. Akima, T. Nagamune. Dispersion of seismic surface waves and the structure of continents and oceans. Union geodes. et geophys. internat., Travaux scient., A, v. 19, 1956.

7. В. М. Архангельская. Некоторые результаты исследований поверхностных волн при землетрясениях по экспериментальным данным. Тр. ин-та физ. и геофиз. АН СССР, т. 2, 1956.
8. M. B. Dobrin, R. F. Simon, P. L. Lawrence. Rayleigh waves from small explosions. Trans. Amer. Geophys. Union, v. 32, N 6, 1951.
9. E. G. Howell, E. F. Neunschwander, Pirson III. Gulf coast surface waves. Geophysics, v. 18, N 1, 1953.
10. L. D. Leet. Ground vibration near dynamite blasts. Bull. Seismol. Soc. Amer., v. 29, p. 487—496, 1939.
11. Е. И. Гальперин. Азимутальный метод сейсмических наблюдений. М., Гостоптехиздат, 1955.
12. J. W. Rayleigh (J. W. Strutt's). On waves propagated along the plane surface of an elastic solid. Proc. Lond. Mathem. Soc., v. 17, 1885.
13. H. Lamb. On the propagation of tremors over the surface of an elastic solid. Philos. Trans. Roy. Soc. London, A, v. 203, 1904.
14. A. Love. Some problems of geodynamics. Cambr. Univ. press, London, 1926.
15. K. Sezawa. Dispersion of elastic waves propagated on the surface of stratified bodies and on curved surfaces. Bull. Earthquake Res. Inst. Tokyo Univ., v. 3, 1927.
16. K. Sezawa, K. Kanai. Discontinuity in the dispersion curves of Rayleigh waves. Bull. Earthquake Res. Inst. Tokyo Univ., v. 13, 1935.
17. K. Kanai. On the waves M_2 Sezawa. Bull. Earthquake Res. Inst. Tokyo Univ., v. 26, 1948.
18. В. И. Смирнов, С. И. Соболев. О применении нового метода к изучению упругих колебаний при наличии осевой симметрии. Тр. Сейсмол. ин-та АН СССР, № 29, 1933.
19. К. И. Огурцов, Г. И. Петрашень. Динамические задачи для упругого полупространства в случае осевой симметрии. Уч. зап. ЛГУ, вып. 24, № 149, 1951.
20. К. И. Огурцов. Исследование законов распространения волн в полупространстве при различных сосредоточенных воздействиях. Уч. зап. ЛГУ, вып. 30, № 208, 1955.
21. R. Stonely. Elastic waves at the surface of separation of two solids. Proc. Roy. Soc., A, v. 106, 1924.
22. R. Stonely. Love waves in a triple surface layer. Monthly Notices Roy. Astron. Soc., Geophys. Suppl., v. 4, 1937.
23. R. Stonely. The transmission of Rayleigh waves in a heterogeneous medium. Monthly Notices Roy. Astron. Soc., Geophys. suppl., v. 3, 1934.
24. М. А. Наймарк. О колебаниях тонкого упругого слоя, лежащего на упругом полупространстве под действием вертикальной гармоничной сосредоточенной силы, приложенной к свободной поверхности слоя. Тр. Сейсмол. ин-та АН СССР, № 119, 1947; № 127, 1948.
25. М. А. Наймарк. О корнях уравнения частот упругого слоя, лежащего на упругом полупространстве. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 1, 1949.
26. В. И. Кейлис-Борок. О поверхностных волнах в слое, лежащем на упругом полупространстве. Изв. АН СССР, серия географ. и геофиз., 1951, № 2.
27. В. И. Кейлис-Борок. Асимметричные интерференционные волны в слоистой среде. Докл. АН СССР, 1956, т. 2.
28. В. И. Кейлис-Борок. О распространении колебаний в многослойном полупространстве. Докл. АН СССР, 1954, 45, 733—735.
29. В. Г. Гоголадзе. Дисперсия волн Рэлея в слое. Тр. Сейсмол. ин-та, № 119, 1947.
30. В. Г. Гоголадзе. Волны Рэлея на границе сжимаемой жидкой среды и твердого упругого полупространства. Тр. Сейсмол. ин-та АН СССР, № 127, 1948.

31. M. Ewing, F. Press. Surface waves and guided waves. Encyclopedia of physics, v. 57, I, Geophysics. Berlin, 1956.
32. B. F. Howell. Ground vibration near explosion. Bull. Seismol. Soc. Amer., v. 39, N 4, 1949.
33. К. К. Запольский. О динамических годографах сейсмических волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1955, № 3.
34. B. F. Howell, D. Budenstein. Energy distribution in explosion-generated seismic pulses. Geophysics, v. 20, N 1, 1955.
35. B. F. Howell, E. K. Kaukonen. Attenuation of seismic waves near an explosion. Bull. Seismol. Soc. Amer., v. 44, N 3, 1954.
36. M. B. Dobrin, R. L. Lawrence, R. Sengbuch. Surface and near surface waves in the Delaware basin. Geophysics, v. 19, N 4, 1954.
37. Ф. Пресс, М. Юнг. Поверхностные волны, связанные с воздушной волной. В сб.: «Вопросы сейсмической разведки». Изд-во иностр. лит., 1953.
38. A. Korshunov. On surface waves in loose materials of the soil. Geophys. Prospect., v. 8, N 4, 1955.
39. Л. Л. Худзипский, А. Я. Медламуд. Станция частотного анализа сейсмических колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 9.
40. Е. Ф. Саваренский, О. Н. Соловьева, Б. Н. Шечков. О наблюдении волн Лява на московской сейсмической станции и строение земной коры. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1959, № 5.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

Г. Н. Парийская

**ИЗУЧЕНИЕ ПОВЕРХНОСТИ ВЕРТИКАЛЬНО-СЛОИСТОЙ
СРЕДЫ СО СЛОЖНЫМ РЕЛЬЕФОМ
ПО СИСТЕМАМ ПРОДОЛЬНЫХ СЕЙСМИЧЕСКИХ ПРОФИЛЕЙ**

Показана возможность исследования поверхности вертикально-слоистой среды, характеризующейся сложной формой рельефа, по динамическим и кинематическим особенностям сейсмических преломленных волн, зарегистрированных на системе продольных профилей.

При поисках и разведке рудных полезных ископаемых, при инженерно-геологических изысканиях часто большое значение имеет детальное картирование поверхности кристаллического вертикально-слоистого фундамента, перекрытого покровом рыхлых молодых отложений небольшой мощности (20—100 м). В результате процессов древнего и современного выветривания поверхность фундамента подвергалась существенным изменениям. Участки фундамента, представленные рыхлыми породами, подвергались процессам выветривания особенно интенсивно, что приводило к образованию углублений или впадин на поверхности фундамента. На более плотные породы процессы выветривания действовали значительно слабее и они отмечались в подземном рельефе как поднятия или выступы. Следовательно, поверхность слоистого фундамента представляет собой поверхность размыва и поэтому, как правило, имеет сложный рельеф.

Детальное исследование поверхности вертикально-слоистого фундамента может быть проведено при помощи сейсмического метода преломленных волн. В этом случае поверхность кристаллического фундамента можно рассматривать как поверхность вертикально-слоистой среды, характеризующейся большой скоростью распространения волн и сложным рельефом, покрытую слоем с малой скоростью. Задача изучения кристаллического фундамента может быть разделена на две: 1) определение рельефа поверхности размыва и 2) изучение структуры вертикально-слоистой среды с малой горизонтальной мощностью слоев.

Вопросам исследования вертикально-слоистой среды за последние годы уделялось большое внимание [1—5], и в настоящее время задача

исследования данной среды с горизонтальной поверхностью достаточно полно решена. Возможности исследования криволинейных преломляющих границ изучены в значительно меньшей степени; рассмотрены случаи криволинейных границ при постоянной граничной скорости [6]. Изучение вертикально-слоистой среды с криволинейной ограничивающей ее поверхностью встречает большие трудности, и теоретическое рассмотрение этого вопроса не проводилось.

В монографии [1] изложена методика поперечного профилирования, позволяющая проводить детальное расчленение горизонтальной поверхности вертикально-слоистой среды на основании использования динамических характеристик волн, зарегистрированных на поперечных профилях. При наличии резких форм рельефа преломляющей границы не всегда представляется возможным определить по поперечным профилям, обусловлены ли изменения кинематических и динамических особенностей записи вертикальным контактом (изменением скоростей) или изменением рельефа преломляющей границы. Наличие локальных изменений рельефа между пунктом взрыва и линией профиля также может исказить записи, полученные на поперечных профилях, в результате чего могут быть сделаны неправильные выводы о наличии резкого изменения рельефа преломляющей границы под линией профиля [6]. Наконец, в случае резкой криволинейности преломляющей границы по поперечным профилям не могут быть построены сейсмические разрезы [5], а получение разрезов представляет самостоятельный интерес. Поэтому наблюдения на поперечных профилях при криволинейной преломляющей границе обычно дополняются наблюдениями на продольных профилях. Если поверхность вертикально-слоистой среды имеет резко выраженные формы микрорельефа, то необходимо проводить наблюдения, главным образом, на продольных профилях, по которым может быть проведена количественная интерпретация — построены сейсмические разрезы и определены граничные скорости. Однако, следует отметить, что в случае резких форм рельефа преломляющей границы, состоящей из вертикальных слоев, количественная интерпретация данных продольных профилей также может привести к большим погрешностям [6, 7, 8]. В этом случае достоверность полученных результатов может быть повышена, если проводить интерпретацию не по отдельным продольным профилям, а по системе продольных профилей.

В настоящей работе на основании экспериментальных полевых исследований методом преломленных волн, проведенных в районе с вертикальными границами раздела и резко выраженным рельефом преломляющей границы, показана целесообразность совместной качественной и количественной интерпретации данных, полученных по системе продольных профилей.

Статья написана по материалам, полученным экспедицией Института физики Земли АН СССР в 1952 г. при работах в районе Среднего Урала; научный руководитель работ — доктор физ.-мат. наук И. С. Берзон, начальник сейсмической экспедиции М. И. Рац-Хизгия.

§ 1. СЕЙСМОГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УЧАСТКА РАБОТ

Под наносами, представленными, в основном, глинами и суглинками четвертичного возраста, мощностью от 0,5 до 40 м, залегают эффузивные и метаморфические породы архейского возраста (фундамент). Литологически они неоднородны и представлены плагиоклазовыми порфиритами, кварцево-серпичтовыми сланцами и др. Падение пород, составляющих фундамент, близко к вертикальному. Горизонтальная мощность многих слоев не превышает 5—20 м, но имеются слои и относительно большей мощности до 100—200 м. Слои смяты в мелкие интенсивные складки, протяженность которых по простиранию в большинстве случаев не превышает 100—200 м.

Скорость V_r распространения сейсмических волн в различных породах фундамента по данным корреляционного метода преломленных волн (КМПВ), полученным на больших интервалах профиля, изменяется в очень широких пределах от $V_r = 2000$ м/сек до $V_r = 4500$ м/сек. В пределах одного и того же пласта скорости вдоль простирания меняются мало. Средняя скорость \bar{V} в покрывающей среде при глубине H залегания фундамента 20—40 м колеблется в пределах 300—500 м/сек. Форма поверхности фундамента сложная: породы с меньшими скоростями размыты сильнее, чем породы с большими скоростями; в результате этого на поверхности фундамента наблюдаются резкие впадины и выступы, углы наклона крыльев которых достигают 30° и более.

§ 2. МЕТОДИКА НАБЛЮДЕНИЙ И АППАРАТУРА

Перед сейсмическим методом разведки были поставлены две задачи:

1. Определение формы преломляющей границы, характеризующейся резкими формами рельефа, — впадинами и выступами, имеющими небольшую горизонтальную протяженность, иногда не превышающую 12—20 м, и залегающей на малой глубине ($H \simeq 10 \div 30$ м);

2. Обнаружение и прослеживание по площади вертикальных слоев малой горизонтальной мощности ($d = 10 \div 30$ м), вытянутых по простиранию на расстояния порядка 100—200 м. Малые размеры структурных форм требовали постановки очень детальных сейсмических работ.

Работы проводились корреляционным методом преломленных волн (КМПВ) по системам продольных профилей, расположенных, главным образом, вкрест простирания пород на расстоянии 25—50 м друг от друга. На каждом профиле были получены корреляционно увязанные системы встречных и нагоняющих годографов; расстояние между пунктами взрыва принималось равным 250 м, участки перекрытия нагоняющих годографов составляли около 100 м, в некоторых случаях они достигали 300 м. На одном из участков проводились наблюдения на поперечных профилях по методике детального поперечного профилирования [1]; расстояние между профилями равнялось 25 м. Расстояние между сейсмографами составляло 2,5 м. Взрывы производились в скважинах глубиной $h \sim 10 \div 15$ м.

или в ямах глубиной 1—3 м. Величины зарядов при взрывах в скважинах изменялись от 50 до 250 г и достигали 2—3 кг при взрывах в ямах. Необходимость производить в некоторых случаях взрывы в ямах, была вызвана невозможностью пробурить скважину в заданном месте, расположенном в сильно заросшем или заболоченном участке.

Наблюдения на продольных профилях проводились, главным образом, с помощью среднечастотной сейсмической станции типа «Илай», с использованием специально введенной высокочастотной фильтрации $f_{\text{рез}} = 90 \text{ гц}$, имеющей логарифмическую крутизну левой части характеристики $S_n \sim 2$ и относительную ширину полосы пропускания частот порядка 120% [1]. Наблюдения на поперечных профилях проводились с высокочастотной сейсмической станцией ВЧ-24, на фильтрации с $f_{\text{рез}} \sim 100 \text{ гц}$ [4, 9]; применять более высокочастотные фильтрации в районе работ не представлялось возможным в связи с преобладанием в спектре возбуждаемых частот сравнительно низкочастотных компонент колебаний почвы, большим затуханием с расстоянием высокочастотных компонент и высоким уровнем микросейсм.

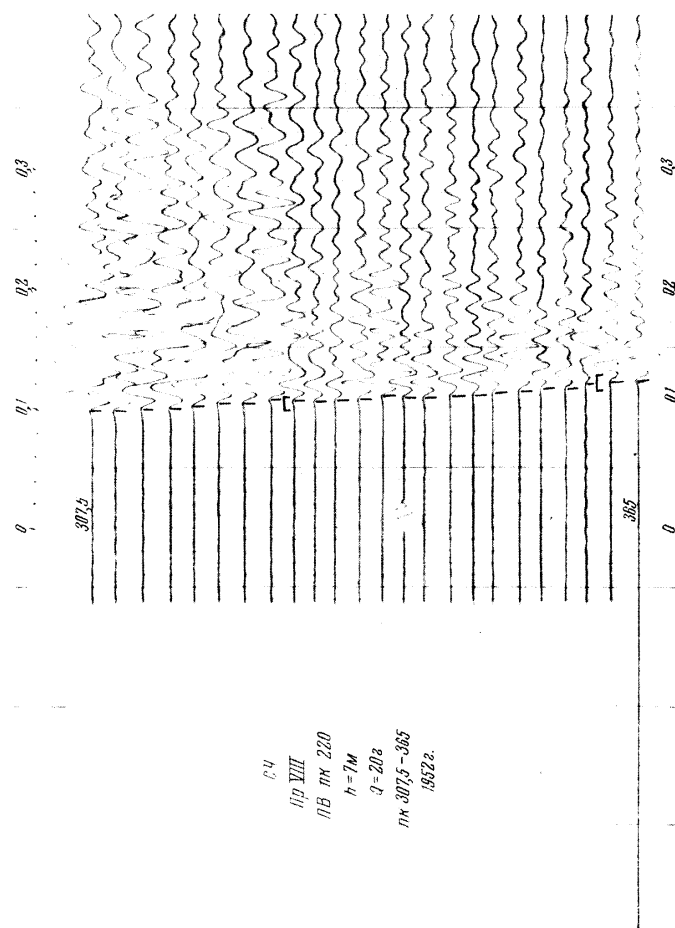
Преобладающие частоты, регистрируемые на аппаратуре СЧ $f_{\text{пр}} = 50 \div 80 \text{ гц}$, на аппаратуре ВЧ $f_{\text{пр}} = 80 \div 100 \text{ гц}$. При наблюдениях была принята равная чувствительность всех каналов; использовалась калиброванная ступенчатая регулировка чувствительности [10].

§ 3. ОСОБЕННОСТИ ВОЛНОВОЙ КАРТИНЫ

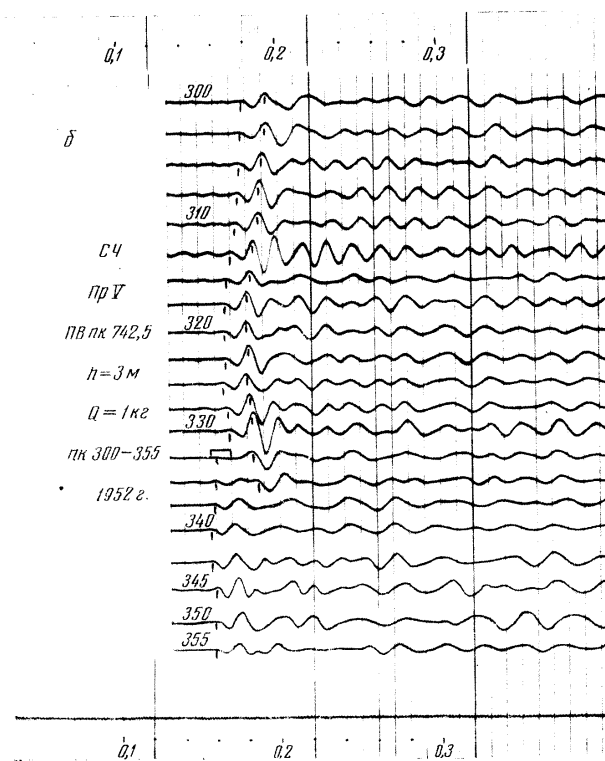
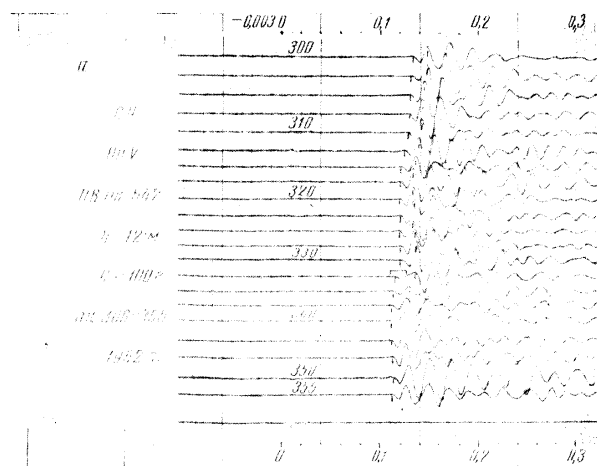
Типы смен волн, зарегистрированных на продольных профилях. На расстояниях 40—1000 м от пункта взрыва в области первых вступлений регистрировались волны одной группы t_k — продольные преломленные волны, соответствующие поверхности пород фундамента. На сейсмограммах, полученных на продольных профилях, расположенных вкрест простирания пород, наблюдались различные типы смен волн группы t_k . Схематически можно выделить четыре типа смен волн:

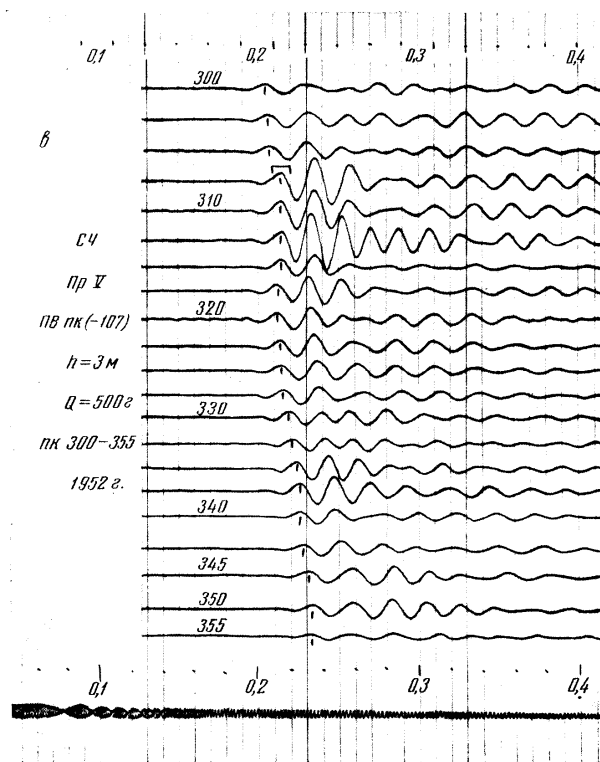
1. Смены волн, не сопровождающиеся искривлением осей синфазности, а характеризующиеся изменением формы записи (фиг. 1, пк 360), изменением амплитуд волн с расстоянием (фиг. 1, пк 327,5); изменением амплитуд волн и изменением формы записи (фиг. 2, а, б, пк 330). По нагоняющим системам изменения динамических особенностей записи происходят на одном и том же пикете (фиг. 2, а, б); на встречных системах смены волн, которые четко видны на записях, полученных на прямых системах (фиг. 2, а, б), обычно выражены значительно хуже и практически не могут быть выделены (фиг. 2, в). Отмеченные особенности смен волн, как известно [1, 5], связаны с вертикальными контактами.

2. Смены волн, характеризующиеся изменением формы записи и резким уменьшением амплитуд волн с расстоянием при наблюдениях из пунктов взрыва, расположенных по одну сторону от участка, где происходят смены волн (фиг. 3, а, пк 90—97,5) и незначительным изменением динамических характеристик волн при наблюдениях на встречных системах



Фиг. 1. Сейсмографы, иллюстрирующие смены волн первого типа, связанные с наличием вертикальных контактов.



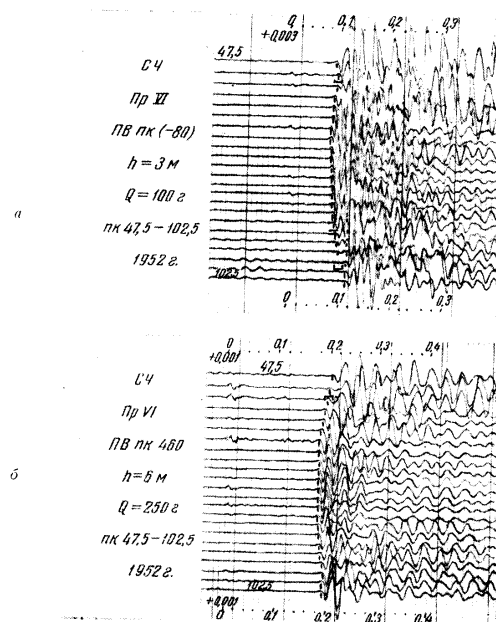


Фиг. 2. Сейсмограммы, полученные по нагоняющим (а, б) и встречным (в) системам; первый тип смен волн.

(фиг. 3, б). Смены волн такого типа, вероятно, связаны со ступенями или сбросами небольшой амплитуды [1, 51].

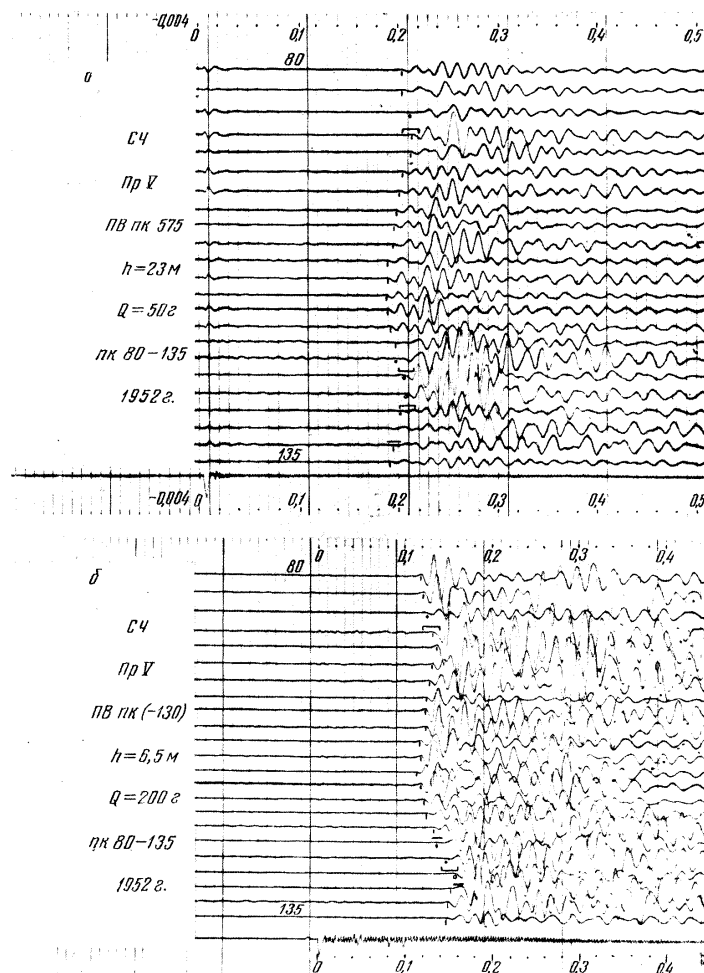
3. Смены волн, сопровождающиеся резким искривлением осей синфазности и отмечаемые по прямым и встречным системам (фиг. 4 а, б). При этом динамические особенности записей — форма и амплитуда волн — мало меняются на участках, соответствующих выпуклой форме границы раздела (фиг. 4 а, пк 90—115). В то же время существенные изменения динамических особенностей записи, проявляющиеся в разрастании амплитуд волн и изменении формы записи, наблюдаются на участках, соответствующих углублениям в поверхности кристаллических пород — на сейсмограммах

это соответствует местам увеличения времени (фиг. 4, а, пк 120—130 и др.). По нагоняющим системам смены волн происходят на одних и тех же пикетах. Как показано в работе [6], смены волн такого типа могут быть обусловлены резким изменением формы рельефа преломляющей границы.

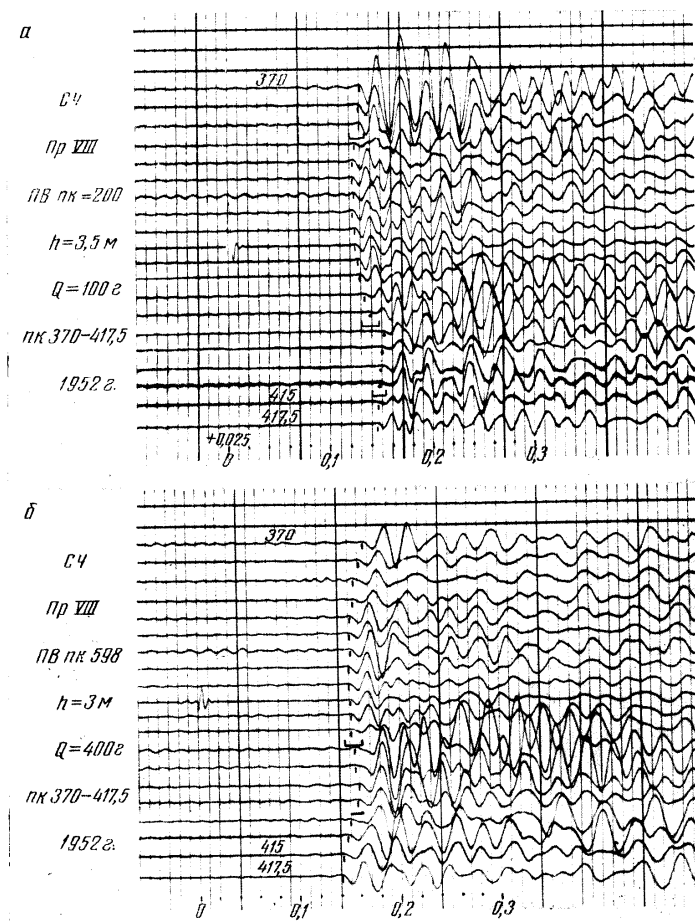


Фиг. 3. Сейсмограммы, на которых отмечаются смены волн второго типа, связанные с наличием ступени в преломляющей границе. Наблюдается яркая смена волн при положении пункта взрыва над поднятым крылом (а) и отсутствие смены волн при положении пункта взрыва над опущенным крылом (б).

4. Смены волн, характеризующиеся небольшим скачком во времени и одинаковым изменением амплитуд волн с расстоянием при наблюдениях как по прямому, так и по встречному годографам (фиг. 5, а, б). Смены волн такого типа описаны в [15]. Можно предположить, что они получены в случае наклонного или вертикального сброса, но при распространении волн по иной схеме, чем рассмотренная в работе [5]. Остановимся на этом вопросе подробнее.



Фиг. 4. Сейсмограммы, иллюстрирующие смены волн третьего типа, связанные с криволинейностью преломляющей границы.



Фиг. 5. Сейсмограммы, на которых отмечаются смены волн четвертого типа: прямые смены волн, полученные по прямым и встречным системам.

Случай сброса с наклонной плоскостью разрыва слоев. На фиг. 6,а, б приведены схемы хода сейсмических лучей и теоретические годографы в случае сброса с наклонной (сплошные линии) и вертикальной (штрихпунктирные линии) плоскостями разрыва, при пунктах взрыва, расположенных над поднятым (фиг. 6,а) и над опущенным (фиг. 6,б) крылом. Амплитуда сброса, соотношение скоростей и глубины соответствуют сейсмогеологическим условиям на участке, где получены сейсмограммы, приведенные на фиг. 5 (см. прокоррелированные фазы).

В случае наклонного вертикального сброса рассмотрены две схемы образования преломленной волны, соответствующей опущенному крылу, при расположении пункта взрыва над поднятым крылом (фиг. 6,а), и поднятому крылу, при расположении пункта взрыва над опущенным крылом (фиг. 6,б).

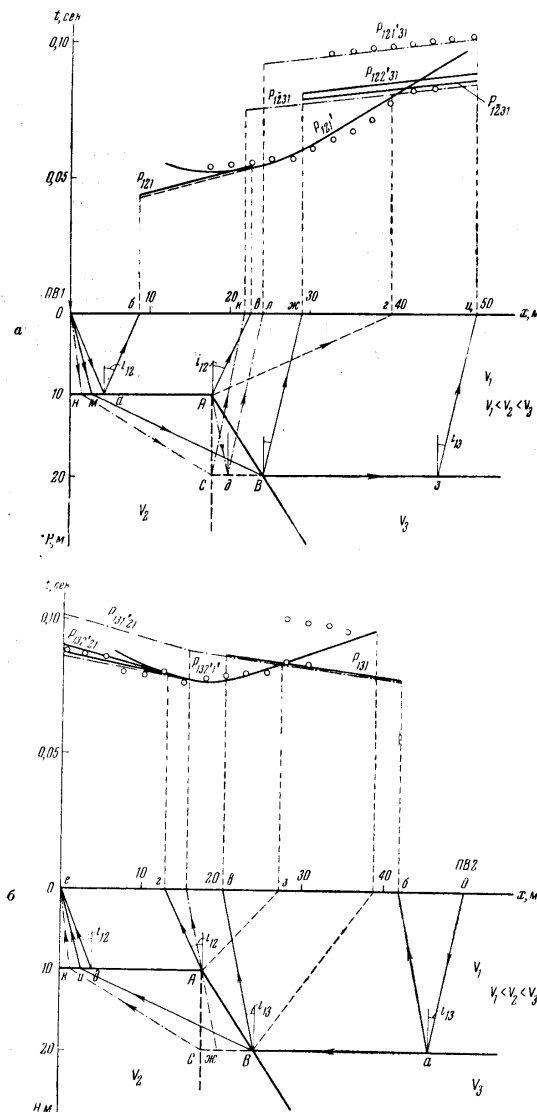
При положении пункта взрыва над поднятым крылом (фиг. 6,а) преломленная волна, соответствующая опущенному крылу, может образоваться следующими двумя путями:

1. Преломленная (головная) волна P_{121} распространяется вдоль поднятого крыла (траектории $Oa\delta$, $OaA\delta$), в точке A в результате дифракции волны P_{121} образуется преломленно-дифрагированная волна $P_{121'}$ (траектории $OaA\delta$, $OaA\delta'$) и волна $P_{122'}$, скользящая вдоль наклонной (траектория $OaAB$) или вдоль вертикальной (траектория $OaAC$) плоскости разрыва слоев. В случае наклонного сброса преломленная волна, соответствующая опущенному крылу, образуется в результате дифракции волны $P_{122'}$ от угла B (траектория $OaAB\delta$, $OaAB\delta'$ — волна $P_{122'31}$ — путь I); в случае вертикального сброса — в результате дифракции волны $P_{122'}$ от угла C (траектории $OaAC\delta$, $OaAC\delta'$ — волна $P_{122'31}$ — путь II') или в результате падения дифрагированной волны $P_{121'}$ на опущенную часть границы раздела под предельным углом [5] (траектории $OaA\delta\delta'$, $OaA\delta\delta''$ — волна $P_{121'31}$ — путь III).

2. Преломленная волна от опущенного крыла образуется в результате дифракции проходящей преломленной волны P_{12} в точке B — наклонный сброс (траектории $OмВж$, $OмВж'$ — путь II) или в точке C — вертикальный сброс (траектории $OнСж$, $OнСж'$ — путь IV). На фиг. 6,а эта волна обозначена индексом P_{1231} .

При положении пункта взрыва над опущенным крылом (фиг. 6,б) возможны следующие схемы распространения волн:

1. Вдоль опущенного крыла сброса распространяется преломленная (головная) волна P_{131} (траектории $Oa\delta$, $OaB\delta$). В результате дифракционных явлений в точках B и A для наклонного сброса (траектории $OaBA\delta$, $OaBA\delta'$ — путь I) и в точках C и A — для вертикального сброса (траектории $OaCA\delta$, $OaCA\delta'$ — путь II') образуется преломленная (головная) волна $P_{132'21}$, соответствующая поднятому крылу сброса. В случае вертикального сброса возможно еще образование головной волны типа $P_{131'21}$ (траектории $OажA\delta$, $OажA\delta'$ — путь III). При распространении волны по пути I в области первых вступлений прослеживается преломленно-дифрагированная волна типа $P_{132'1'}$ (траектории $OaBA\delta$, $OaBA\delta'$).



Фиг. 6. Схема сейсмических лучей и теоретические годографы в случае сброса с вертикальной и наклонной плоскостями разрыва, при положении пункта взрыва над поднятым (а) и опущенным (б) крыльями.

2. Регистрация над поднятым крылом волн, образовавшихся в результате дифракции преломленной (головной) волны P_{131} в точках B или C и преломления на границе раздела скоростей V_1 и V_2 (траектория $OaVue$ — путь II и траектория $OaCke$ — путь IV).

Сопоставление теоретических годографов, полученных при разных схемах распространения волн (фиг. 6, а, б), показывает, что в случае наклонной ступени при любой схеме распространения волн (I, II) годографы очень близки и практически не отличаются друг от друга; наблюдаемые данные дают хорошее совпадение с теоретическими. В случае вертикальной ступени при распространении волн по пути IV теоретические годографы близки к ранее рассмотренным для наклонной ступени и, следовательно, тоже совпадают с наблюдаемыми. Возможно, что сейсмические волны в случае вертикальной ступени распространяются также и по пути III. Этот случай рассмотрен и иллюстрирован примерами сейсмограмм в работе [5]. Однако, в связи с небольшими различиями во времени (около 0,015 сек) при прохождении волн по путям IV и III при частоте зарегистрированных колебаний $f_{np} \sim 50$ гц (фиг. 5) нельзя разделить между собой волны, прошедшие по путям III и IV, и поэтому нельзя установить, существуют ли волны, распространяющиеся по пути III или нет.

На основании сопоставления наблюдаемых годографов с теоретическими можно предположить, что четвертый тип смен волн связан со сбросами, имеющими наклонную плоскость разрыва слоев, или со сбросами с вертикальной плоскостью разрыва слоев, но при распространении волн по пути IV, т. е. по иной схеме, чем рассмотренная в работе [5].

Решение динамической задачи теории упругости для случая наклонного и вертикального сброса в настоящее время еще не получено. В связи с этим использовать отношение интенсивностей отдельных волн, зарегистрированных на сейсмограммах, для уточнения схемы распространения волн, не представляется возможным.

Общие черты наблюдаемых смен волн. Из характеристики наблюдаемых типов смен волн видно, что все они имеют одну общую черту: при наблюдениях по нагоняющим системам смены волн всех типов происходят на одних и тех же пикетах, при этом сохраняются динамические и кинематические особенности записи в местах смен волн. Для иллюстрации сохранения кинематических особенностей записи при наблюдениях по нагоняющим системам на фиг. 7 приведены нагоняющие годографы, полученные из трех пунктов взрыва, расположенных на участке с резким изменением формы рельефа преломляющей границы. Параллельность нагоняющих годографов свидетельствует об отсутствии значительного проникания волн. При наблюдениях на встречных системах некоторые смены волн, выделенные по прямой системе, отмечаются по изменению динамических и кинематических особенностей записи, а некоторые не отмечаются.

Анализ наблюдаемых смен волн показывает, что по записям, полученным по продольным профилям при наблюдениях по встречным и нагоняющим системам, могут быть четко отделены смены волн, связанные с вер-

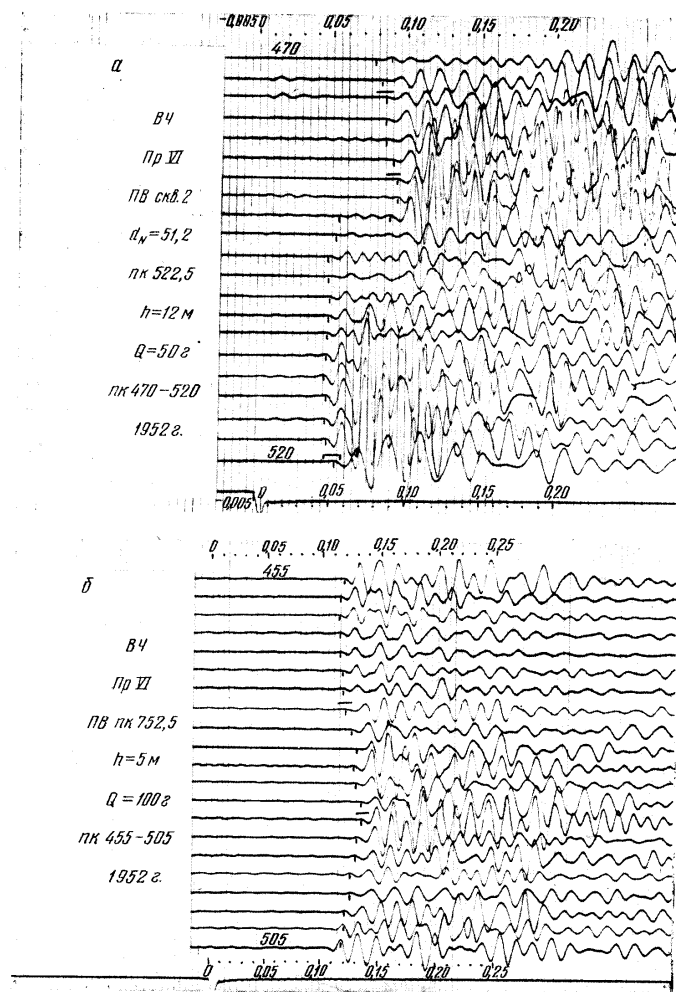
Фиг. 7. Нагоняющие годографы, полученные на участке с криволинейной преломляющей границей; наблюдаемая практически строгая параллельность нагоняющих годографов свидетельствует об отсутствии заметного проникания воли.

тикальными контактами, от смен волн, обусловленных резким изменением рельефа преломляющей границы, так как в последнем случае наблюдаются резкие искривления осей синфазности. Расшифрование природы всех наблюдаемых смен волн часто осложняется тем, что резкие формы рельефа и вертикальные границы раздела скоростей во многих случаях существуют совместно. Поэтому, на основании только качественного рассмотрения кинематических и динамических особенностей записи трудно определить, когда изменение формы рельефа или сбросы сопровождаются вертикальными контактами (изменениями скоростей), а когда нет. В некоторых случаях вопрос о природе наблюдаемых смен волн не может быть решен и после проведения количественной интерпретации (см. § 5).

Сопоставление смен волн, отмеченных на продольных и на поперечных профилях. В работе [1] указывается, что при наблюдениях на поперечных профилях по динамическим и кинематическим особенностям записи возможно более надежно отмечать смены волн, чем при наблюдениях на продольных профилях. Если преломляющая поверхность близка к горизонтальной плоскости, то по поперечным профилям можно расшифровать наблюдаемые смены волн и провести количественную интерпретацию. В рассматриваемом случае преломляющая поверхность криволинейна, и в результате качественной и количественной интерпретации поперечных профилей могут быть получены неправильные выводы.

Для иллюстрации неправильной качественной интерпретации, которая возможна в районе исследования, приведем две сейсмограммы, полученные на одном и том же участке профиля, но при разной системе наблюдений: поперечный профиль (фиг. 8,а) и продольный профиль (фиг. 8,б). На поперечном профиле наблюдается яркая смена волн, отмеченная по скачку во времени ($\Delta t \sim 0,04$ сек) и по резкому уменьшению амплитуды волн (фиг. 8,а, пк 490). Смены волн такого типа характерны для сброса или ступени [5]. На сейсмограмме (фиг. 8,б), полученной на том же участке профиля, но при прохождении его в качестве продольного, наблюдаются значительно менее яркие смены волн, которые отмечаются по небольшому искривлению осей синфазности и по некоторому изменению амплитуд волн с расстоянием; эти смены волн, вероятно, связаны с вертикальными контактами, сопровождающимися небольшим изменением рельефа преломляющей границы. Никаких указаний на наличие на этом участке ступени или сброса по продольному профилю не получено. Сейсмические разрезы, построенные по системе продольных профилей, показали, что преломляющая поверхность между пунктом взрыва и линией профиля резко криволинейна; этим и объясняется яркая смена волн со скачком во времени на поперечном профиле.

Сопоставление многих записей, полученных на продольных и на поперечных профилях, показало, что в связи с криволинейностью преломляющей границы использование для детального расчленения вертикально-слоистой среды кинематических и динамических особенностей записей, полученных на отдельных поперечных профилях, может привести к



Фиг. 8. Сопоставление смен волн, полученных при наблюдениях на поперечном (а) и продольном (б) профилях.

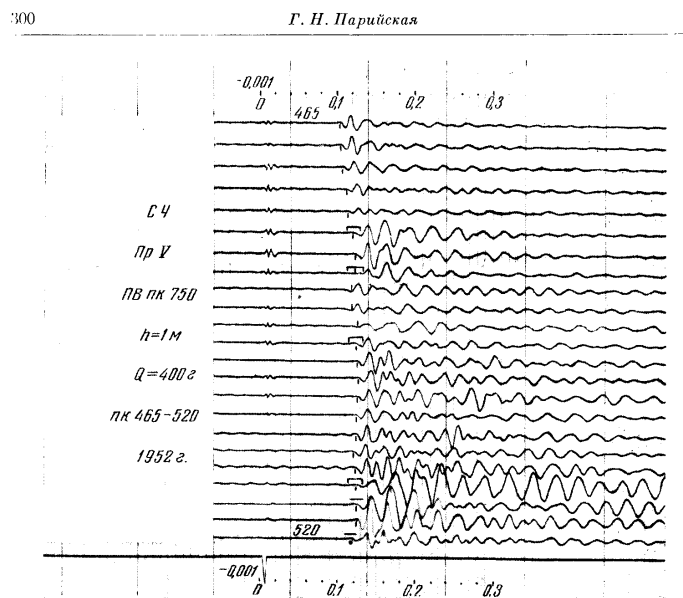
неправильным выводам о строении кристаллического фундамента. В некоторых случаях по поперечным профилям можно трассировать особенности рельефа границы, но количественная интерпретация поперечных профилей в рассматриваемом случае строения среды приводит к большим погрешностям [5]. Поэтому и была поставлена задача выяснения возможности детального исследования поверхности вертикально-слоистой среды по системам продольных профилей.

§ 4. КАРТИРОВАНИЕ СМЕН ВОЛН ПО СИСТЕМАМ ПРОДОЛЬНЫХ ПРОФИЛЕЙ

Рассмотрение сейсмограмм показало, что в ряде случаев непосредственно по записям, полученным по продольным профилям, удастся надежно выделять слои очень малой горизонтальной мощности ($d \sim 10$ м) (фиг. 9). В данном случае это было возможно в связи с малой глубиной залегания преломляющей границы и резким различием скоростей в покрывающей и преломляющей средах. Однако, в связи с тем, что наблюдения по продольным профилям проводились на среднечастотной аппаратуре, на которой не удастся отметить контакты пород, характеризующиеся малым различием упругих свойств [1], по системам продольных профилей нельзя было выделить сейсмические пласты по динамическим особенностям записи, как это делается при детальном поперечном профилировании [1]. В данном случае при наблюдениях по системам продольных профилей можно было только ставить вопрос о выделении и прослеживании отдельных смен волн, т. е. прослеживании отдельных контактов слоев или характерных особенностей рельефа, и только в некоторых случаях о прослеживании сейсмических пластов.

При сопоставлении смен волн, выделенных на соседних профилях, было отмечено, что многие смены волн хорошо коррелируются от профиля к профилю, при этом сохраняются и кинематические и динамические особенности записи, т. е. сохраняется тип смены волн. В некоторых случаях наблюдалось постепенное изменение от профиля к профилю характера смен волн; изменялись только кинематические или только динамические особенности записи в местах смен волн, а следовательно менялся тип смены волн. Так, например, на фиг. 10, *в*, *г*, *д* смены волн третьего типа, отмеченные цифрами 4 и 5, надежно коррелируются от профиля IV к профилю VI. При переходе к другим профилям: VII и VIII (фиг. 10, *а*, *б*) и III (фиг. 10, *е*) видно, что тип смен волн меняется и на профилях VIII и III наблюдаются смены волн уже первого типа. Однако, постепенное изменение кинематических особенностей записи и сохранение на всех профилях динамических особенностей записи — уменьшения амплитуд волн на участке между сменами волн 4 и 5 — дают основание считать, что эти смены волн связаны с одной и той же особенностью преломляющей границы, но постепенно изменяющейся по площади.

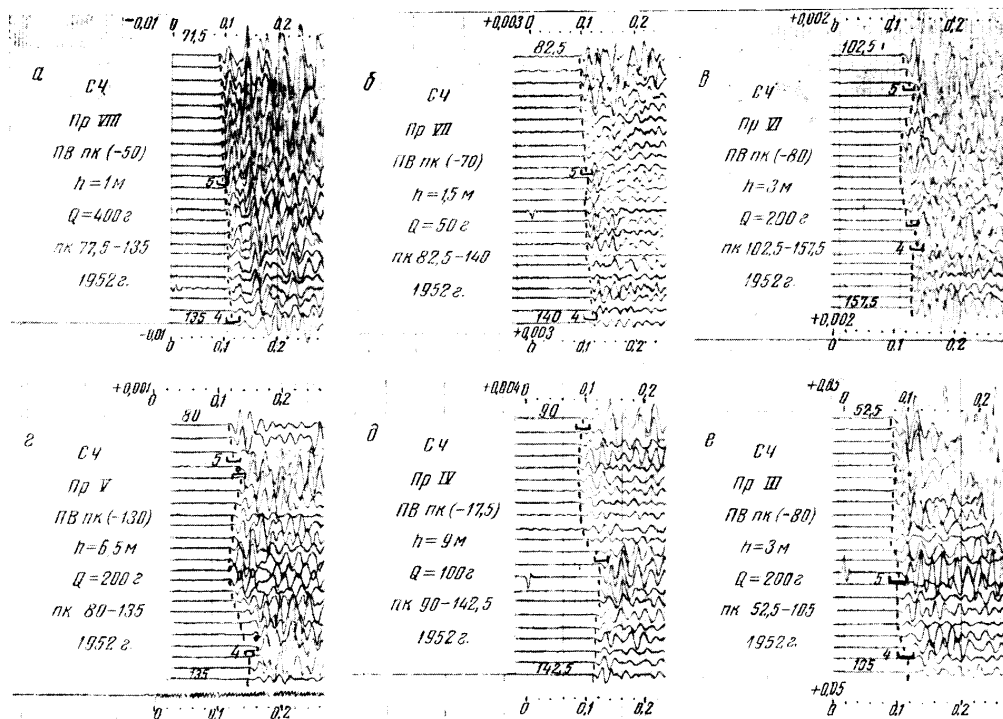
Рассматривая наблюдаемые типы смен волн, объединенные в линии 4 и 5 (фиг. 10), можно дать следующую геологическую интерпретацию. В рай-



Фиг. 9. Сейсмограмма, полученная на продольном профиле, иллюстрирующая возможность выделения слоев малой горизонтальной мощности (5—10 м).

оне профилей IV — VI имеет место выступ в преломляющей границе, с крутыми углами наклона крыльев; на профиле IV (фиг. 10, а, ПК 120), возможно, даже имеет место сброс небольшой амплитуды. К северу — профили VII и VIII и к югу — профиль III — рельеф преломляющей границы сглаживается и на крайних профилях VIII и III становится практически горизонтальным. На профилях VIII, VII и III отмечается наличие вертикального слоя, которому соответствует волна пониженной интенсивности; на основании известных зависимостей [1] можно сделать вывод о том, что это слой с повышенной скоростью. Анализируя характер изменения типов волн в обратном направлении — с севера на юг, от профиля VII к профилю III, можно отметить, что слой с повышенной скоростью, который на профиле VIII не сопровождается изменением рельефа, к югу начинает вырисовываться в рельефе, образуя выступ в преломляющей границе, а еще далее к югу форма преломляющей границы сглаживается и опять слой с повышенной скоростью не отмечается в рельефе. Расстояние между сменами волн 4 и 5 к югу уменьшается, что свидетельствует об убывании горизонтальной мощности слоя в этом направлении — наблюдается выклинивание слоя.

Таким образом, на основании только качественного рассмотрения



Фиг. 10. Сейсмограммы, иллюстрирующие корреляцию смен волн от профиля к профилю.

динамических и кинематических особенностей волн можно проследить отдельные слои и отметить характер изменения преломляющей поверхности по площади.

В результате проведенного анализа записей был разработан способ составления карт прослеживания смен волн, выделенных по динамическим и кинематическим особенностям записей, полученных на продольных профилях. В основе этого способа лежат следующие экспериментально установленные положения:

1. По системам продольных профилей можно сопоставлять только те смены волн, которые отмечаются при наблюдениях из пунктов взрыва, расположенных по одну сторону от исследуемой особенности преломляющей границы — вертикального контакта или резкого изменения рельефа, — так как при наличии вертикальных контактов или резких форм рельефа типы смен волн одинаковы, если пункты взрыва расположены по одну сторону от контакта или от особенности рельефа.

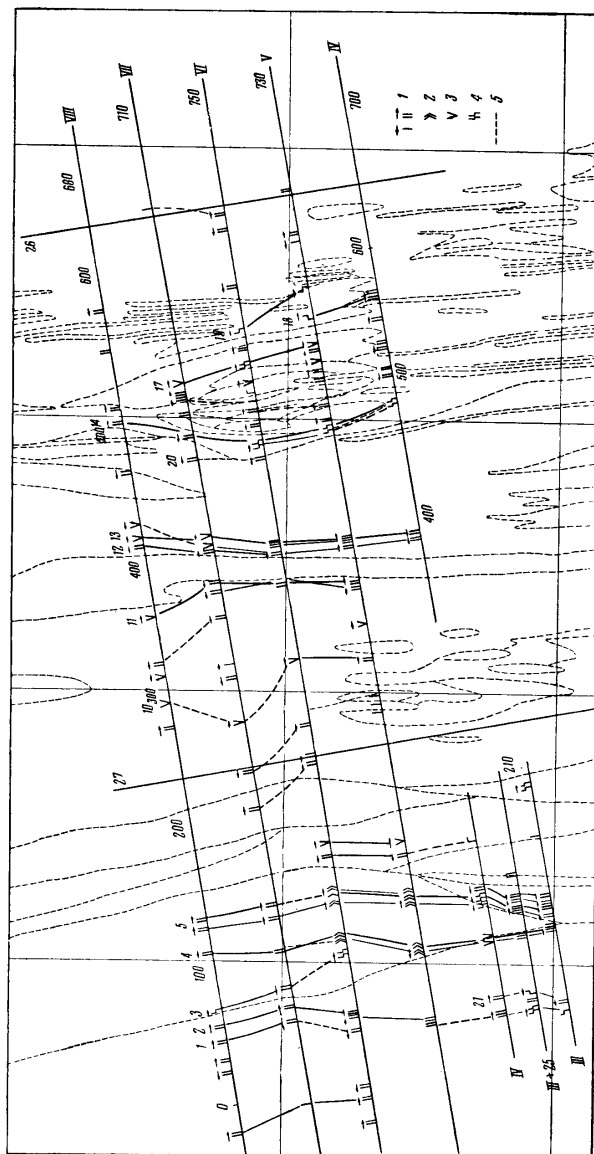
2. Если на участке исследования сохраняется постоянным строение среды — сохраняется отношение скоростей в контактирующих слоях, характер изменения рельефа преломляющей границы и т. д., — то тип смен волн сохраняется; изменение типа смен волн свидетельствует об изменении геологической обстановки.

Техника составления карт смен волн, выделенных по динамическим и кинематическим характеристикам волн, зарегистрированных на продольных профилях, была такая же, как и при наблюдениях по системам поперечных профилей [1, 2]. Отличие в составлении карт смен волн по системам продольных профилей состоит только в том, что на продольные профили следует наносить смены волн, полученные по прямым и встречным системам, а прослеживать от профиля к профилю следует только те смены волн, которые получены при наблюдениях из пунктов взрыва, расположенных по одну сторону от исследуемой особенности преломляющей границы.

При нанесении на схему профилей мест смен волн различных типов следует уделять особое внимание выбору условных знаков, которые в какой-то степени должны отражать динамические и кинематические характеристики смен волн (см. условные обозначения к фиг. 11).

Таким образом, карта смен волн строится на основании рассмотрения наблюденных сейсмограмм — рассмотрения изменения динамических и кинематических особенностей записи от профиля к профилю — без привлечения других данных, требующих специальных построений.

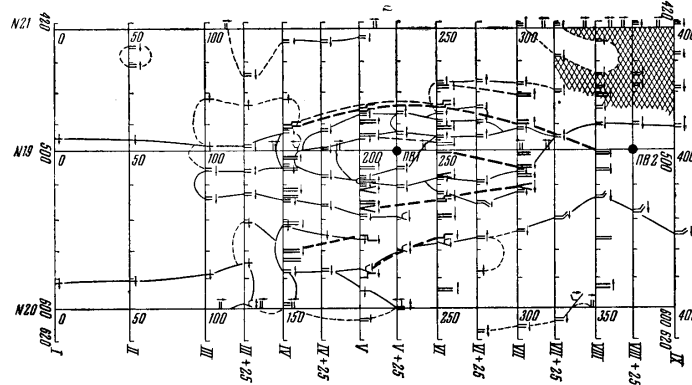
На фиг. 11 в качестве примера приведена карта прослеживаемости смен волн, выделенных по кинематическим и динамическим особенностям записей, полученных на продольных профилях. Рассмотрение приведенной карты показывает, что большая часть смен волн коррелируется от профиля к профилю; на фиг. 11 линиями отмечены прослеживающиеся смены волн. Обычно, протяженные линии смен волн получены при наблюдениях по прямым и встречным системам. Смены волн, выделенные по одной из систем, прослеживаются хуже, как правило, на 2—3 профиля,



Фиг. 11. Карта мен волн, выданных на продольных профилях по динамическим и кинематическим особенностям записи
 1 — смена волн, отмеченные по изменению формы записи; 2 — смена волн, сопровождающиеся изменением нахвата скорости; 3 — прерывание осей синфазности; стрелки указывают направление захода волны в область последующих вступлений; 4 — смена волн, сопровождающаяся сменкой во времени и др.; 5 — геологическое простирание слоев. Стрелки сверху указывают направление возрастания интенсивности волн. Цифрами указаны наиболее протяженные линии смен волн. Надписями линиями отмечены смена волн, полученные при наблюдениях из пунктов выезда, расположенных справа, а точками линиями — при наблюдении пунктов выезда, расположенных слева от наблюдателя смен волн.

а иногда и совсем не коррелируются на соседние профили. Интересно отметить линии № 11 и 12 (фиг. 11), по которым выделяется сравнительно тонкий слой ($d \sim 20 \div 30$ м), соответствующий пласту зеленых сланцев, залегающему среди кварцево-серицитовых сланцев; по сейсмическим данным отмечается увеличение горизонтальной мощности зеленых сланцев на профиле VII (фиг. 11).

Сопоставление карт смен волн, выделенных по продольным и по поперечным профилям. Учитывая экономичность и большую детальность расчле-



Фиг. 12. Карта пластов, построенная по динамическим особенностям сейсмических волн по системам поперечного профилирования. Жирными линиями отмечены смены волн, выделенные по продольным профилям.

нения вертикально-слоистой среды, которые можно получить при наблюдениях на поперечных профилях по сравнению с продольными, иногда при наличии криволинейной преломляющей границы имеет смысл проводить наблюдения по методике детального поперечного профилирования. Однако, в этом случае необходимо повышать детальность наблюдений — уменьшать расстояние между профилями, проводить наблюдения из пунктов взрыва, расположенных по разные стороны от системы профилей, чтобы избежать погрешностей за счет локальных изменений рельефа между пунктом взрыва и линией профиля. Кроме того, при такого рода детальных исследованиях желательно повышать разрешающую способность сейсморазведки — проводить наблюдения на высокочастотной аппаратуре.

На фиг. 12 приведена карта пластов, построенная по динамическим особенностям сейсмических волн по системам поперечного профилирования при наблюдениях на аппаратуре ВЧ, на которую нанесены смены волн, отмеченные по продольным профилям при наблюдениях на аппаратуре СЧ; наблюдения на продольных профилях проводились через один профиль.

Наблюдения по системе поперечных профилей проводились из пунктов взрыва 1, 2. Сопоставление данных продольного и поперечного профилирования показывает, что по системе поперечных профилей выделяется значительно большее число смен волн, т. е. проводится более детальное расчленение преломляющей границы, чем при наблюдениях на продольных профилях. Благодаря более детальной методике наблюдений по системе поперечных профилей удастся более уверенно проследить отдельные смены волн, выделить слои малой протяженности. Сопоставление показывает также, что места большинства смен волн, выделенных по продольным профилям, совпадают с местами смен волн, выделенных по поперечным профилям, но корреляция некоторых смен волн от профиля к профилю проводится по-разному при продольном и поперечном профилировании, что опять-таки связано с большей детальностью наблюдений по системам поперечных профилей. Сопоставление карты прослеживаемости сейсмических пластов, выделенных по поперечным профилям, с геологической картой показывает, что во многих случаях контуры сейсмических и геологических пластов совпадают. Это указывает на возможность расчленения вертикально-слоистой среды, характеризующейся криволинейной границей, при помощи детального поперечного профилирования, но с использованием указанных выше методических приемов.

§ 5. ОБ ОПРЕДЕЛЕНИИ ГРАНИЧНЫХ СКОРОСТЕЙ ПО ПРОДОЛЬНЫМ; ПРОФИЛЯМ ПРИ КРИВОЛИНЕЙНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ВЕРТИКАЛЬНО-СЛОИСТОЙ СРЕДЫ

Граничные скорости можно определить двумя способами — точным методом полей времен и приближенным способом разностного годографа. При наличии только вертикально-слоистой среды или только криволинейной преломляющей границы как точные, так и приближенные способы определения V_r могут привести к большим погрешностям. Рассмотрим некоторые вопросы точности определения V_r разными способами при горизонтальной поверхности вертикально-слоистой среды и при криволинейной границе раздела, характеризующейся постоянной граничной скоростью.

Горизонтальная поверхность вертикально-слоистой среды, состоящей из слоев малой горизонтальной мощности. В работе [7] приведена формула, позволяющая оценить относительную ошибку $\delta V_r / V_r$ в определении скорости по годографу за счет неточности аппроксимации наблюдаемых годографов прямыми линиями

$$\frac{\delta V}{V} = \delta t \frac{V \sqrt{12}}{\sqrt{\frac{l}{d} (l+d) (l+2d)}}, \quad (1)$$

где δt — отклонение наблюдаемых точек от аппроксимирующей прямой; V — величина измеряемой скорости; l — длина участка годографа, на котором проводится определение скорости; d — расстояние между соседними точками годографа.

Воспользуемся формулой (1) для оценки величин ошибок, которые могут быть получены при определении граничных скоростей V_r на малых базах ($l \leq 100$ м) разными способами — методом полей времен и способом разностного годографа.

При оценке относительной ошибки $\delta V_r / V_r$ в определении V_r методом полей времен следует учитывать, что величина d — расстояние между соседними точками на годографе, построенном вдоль преломляющей границы, — переменна и зависит от величины «шага» изохрон Δt и величины определяемой скорости V_r . «Шаг» Δt между изохронами выбирается в зависимости от точности и детальности наблюдений. При наблюдениях на среднечастотной аппаратуре точность отсчета времен равна $\sigma t = 0,001$ сек, на высокочастотной аппаратуре $\sigma t = 0,0005$ сек. Опыт работ показал, что при наблюдениях на аппаратуре СЧ изохроны нельзя проводить чаще, чем через $\Delta t = 0,005$ сек, а при наблюдениях на аппаратуре ВЧ — чем через $0,002$ — $0,0025$ сек.

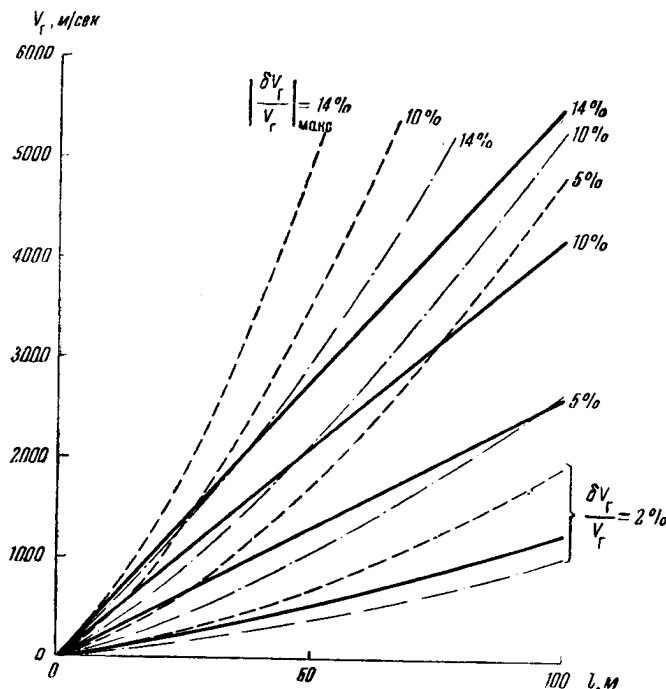
Для горизонтальной границы величина d равна

$$d = V_r \Delta t, \quad (2)$$

т. е. d прямо пропорционально Δt и V_r и, следовательно, при уменьшении Δt или V_r в k раз, d также уменьшается в k раз. Например, при $V_r = 5000$ м/сек и $\Delta t = 0,01$ сек $d = 50$ м, а при $\Delta t = 0,002$ сек $d = 10$ м; или при $V_r = 2000$ м/сек и $\Delta t = 0,01$ и $0,002$ сек $d = 20$ и 4 м соответственно. При определении V_r способом разностного годографа величина d равна расстоянию между сейсмографами и обусловлена выбранной методикой наблюдения.

Для сопоставления точности определения скоростей разными способами на фиг. 13 приведены графики изолиний относительных ошибок $\delta V_r / V_r$ при определении V_r методом полей времен (сплошные линии) и способом разностного годографа (пунктирные и штрих-пунктирные линии) для некоторых частных значений $\Delta t = 0,005$ сек и d , равного $2,5$ и 10 м. Из рассмотрения фиг. 13 видно, что при $d = 2,5$ м точность определения V_r способом разностного годографа выше, чем методом полей времен. При увеличении d преимущество разностного способа определения V_r перед методом полей времен не так значительно и имеет место только при больших V_r . Более высокая точность определения V_r способом разностного годографа по сравнению с определением V_r методом полей времен объясняется различием в величинах d ; если при определении V_r способом разностного годографа величина $d = \text{const} = 2,5$ м, то при определении V_r методом полей времен величина d при постоянном $\Delta t = 0,005$ сек зависит от V_r : при $V_r = 2000$ м/сек $d = 10$ м, а при $V_r = 5000$ м/сек $d = 25$ м. Как указывалось выше, «шаг» Δt зависит от применяемой аппаратуры и детальности наблюдений и технически уменьшением «шага» Δt нельзя повысить точность определения V_r методом полей времен.

Применение разностного способа определения V_r имеет еще то преимущество перед методом полей времен, что частично исключаются условия



Фиг. 13. Графики изолиний относительных ошибок $\delta V_r / V_r$ при определении V_r разными способами.

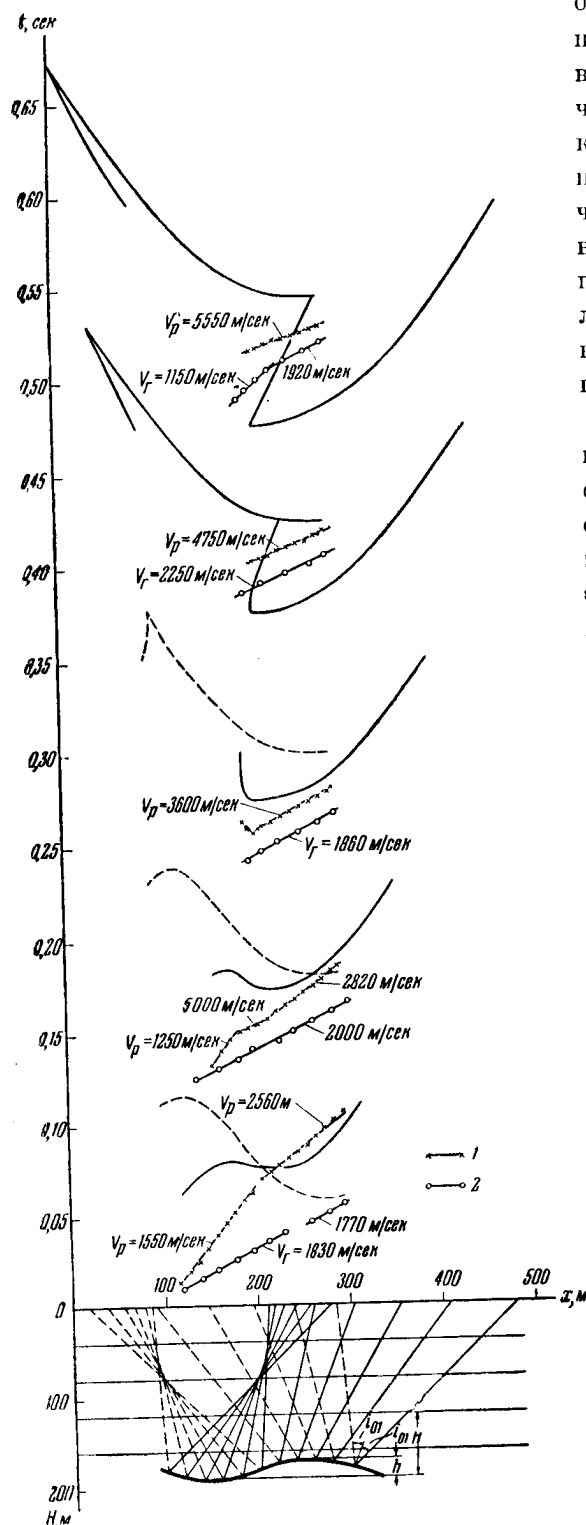
Сплошные линии — изолинии $\delta V_r / V_r$ при определении V_r методом полей времен, построенные при $\Delta t = 0,05$ сек, штриховые и штрих-пунктирные линии — изолинии $\delta V_r / V_r$ при определении V_r способом разностного годографа, построенные при $d = 2,5$ м (штриховые) и $d = 10$ м (штрих-пунктирные).

установки, которые часто вносят существенные искажения во времена наблюдаемых годографов.

Таким образом, при определении V_r на малых базах для повышения точности определения скоростей целесообразно уменьшать шаг между сейсмографами до 2,5 м и проводить определение скоростей способом разностного годографа, особенно, если породы характеризуются большими значениями V_r .

Криволинейная преломляющая граница, характеризующаяся постоянным значением V_r . Вопросы определения V_r в случае криволинейной преломляющей границы изучены мало¹. В работе [6] имеются некоторые сведения

¹ Некоторые частные вопросы определения граничной скорости V_r с помощью способа разностного годографа для случая вогнутой преломляющей границы при постоянных скоростях в покрывающей и подстилающей средах рассмотрены Н. И. Давыдовой в отчете: И. С. Берзон, Н. И. Давыдова, А. М. Епинатьева, А. Я. Меламуд, Г. Н. Парийская, М. И. Рац-Хизгия. Сейсмические исследования в Криворожском районе. Фонды Ин-та физики Земли АН СССР, том 1, 1949.



об определения V_g методом полей времен в случае криволинейной границы: отмечается, что на участках с криволинейными границами получаются заниженные значения V_g . Вопросы определения V_g способом разностного годографа в случае криволинейной преломляющей границы в литературе не освещены.

Для некоторой оценки возможных погрешностей в определении V_g разными способами при криволинейной преломляющей границе на фиг. 14 для частного случая криволинейной границы, представленной в виде двух сопряженных дуг, приведены теоретические встречные годографы преломленных волн, разностные годографы t_p и годографы, построенные методом полей времен вдоль преломляющей границы, при использовании волн, зарегистрированных в области первых вступлений. Скорости в покрывающей и преломляющей средах приняты постоянными: $\bar{V}/V_g = 0,2$ ($\bar{V} = 400$ м/сек; $V_g = 2000$ м/сек). За параметр кривых принято отношение H/h . Рассмотрение фиг. 14

Фиг. 14. Встречные годографы преломленных волн, разностные годографы t_p (1) и годографы, построенные вдоль преломляющей границы методом полей времен (2) в случае криволинейной преломляющей границы.

показывает, что при определении граничной скорости V_r способом разностного годографа V_p до глубины $H < H_1$ могут быть получены величины $V_p < V_r$ над вогнутой частью преломляющей границы (впадиной) и $V_p > V_r$ над выпуклой частью (выступом). При $H \simeq H_1$ на коротком интервале профиля могут быть получены бесконечные и отрицательные значения V_p . Начиная с некоторых $H > H_2$, по разностным годографам всегда получаются завышенные значения V_p , причем относительные погрешности $\delta V_r/V_r$ при больших H могут достигать очень больших величин $\delta V_r/V_r > 100\%$. Последнее объясняется тем, что при глубинах $H > H_2$ в области первых вступлений прослеживаются только волны, соответствующие выпуклой части преломляющей границы; использование годографов этих волн приводит к получению завышенных значений V_p .

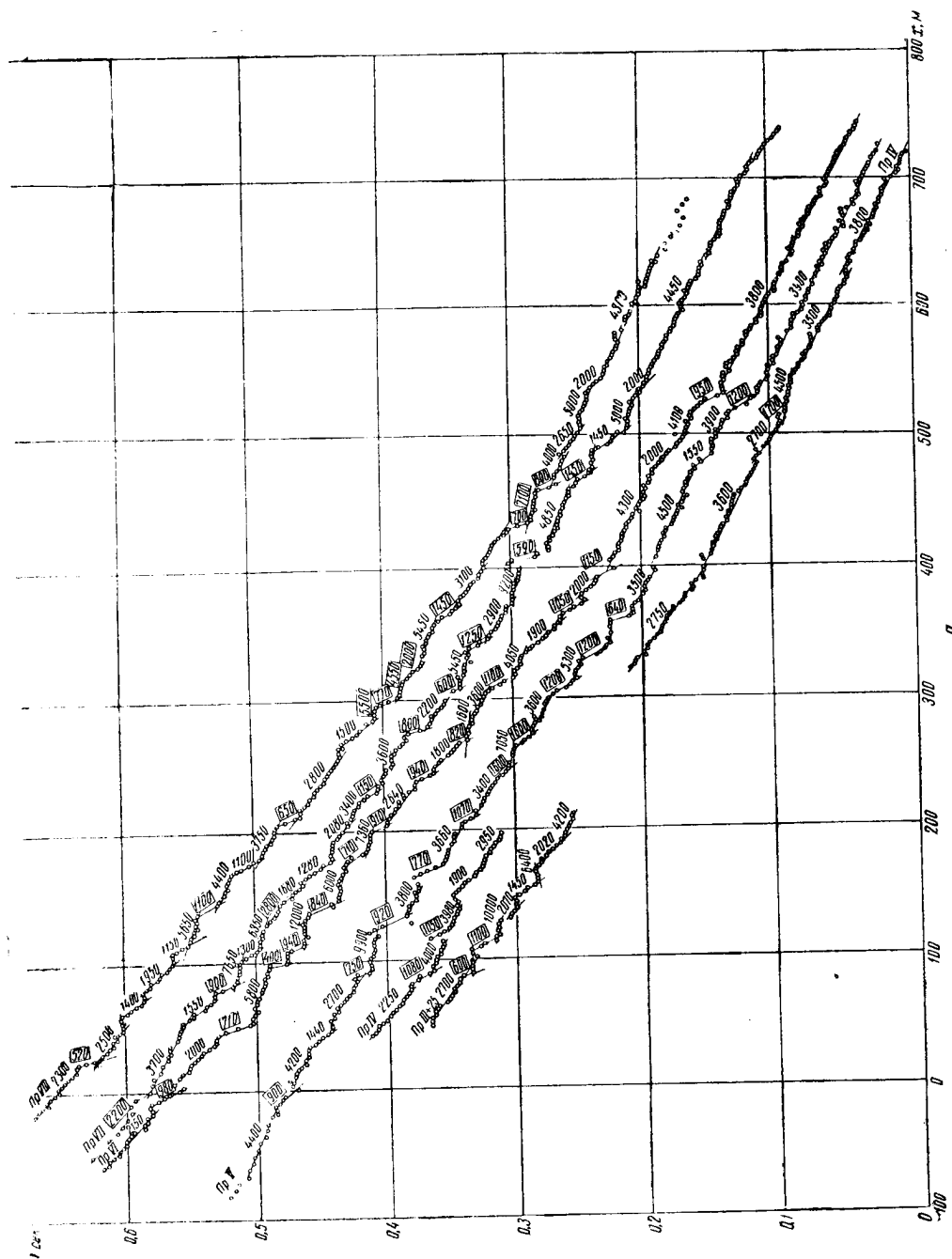
Определение V_r методом полей времен было проведено графическим способом. По годографам первых волн были построены поля времен прямой и встречной системы, по которым определены граничные скорости V_r . Результаты определения V_r методом полей времен показали, что практически во всех случаях полученные значения V_r отличались на $\pm 10-15\%$ от истинных значений.

Определенных закономерностей в зависимости величины V_r от H отмечено не было.

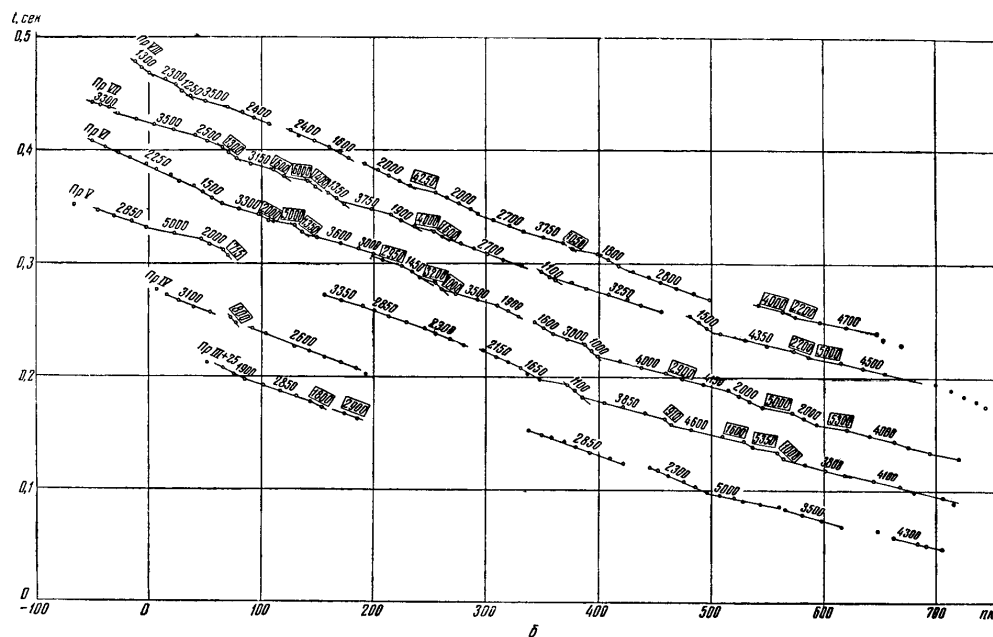
Таким образом, при наличии криволинейной преломляющей границы ошибки в определении V_r как точными, так и приближенными способами очень существенные, при этом получаются значения V_r как большие, так и меньшие истинных значений граничных скоростей в слое.

На основании проведенных расчетов и результатов, приведенных в работе [8], можно считать, что в случае криволинейной поверхности вертикально-слоистой среды, состоящей из слоев малой горизонтальной мощности, величины граничных скоростей определяются с большими погрешностями, и в связи с этим на всем интервале профиля получаем эффективные значения V_r .

Наблюденные данные. По продольным профилям были определены граничные скорости V_r методом полей времен и способом разностного годографа. На фиг. 15 приведены величины V_r , определенные способом разностного годографа (а) и методом полей времен (б) по продольным профилям, расположенным вкрест простирания слоев. Рассмотрение величин V_r , полученных по каждому отдельному профилю, показывает, что величины V_r вдоль профиля меняются в очень больших пределах; преобладающие значения $V_r = 2000-4500$ м/сек, на отдельных участках наблюдаются величины $V_r < 2000$ м/сек и V_r порядка $7000-8000$ м/сек, а также бесконечные и отрицательные значения V_r при определении их способом разностного годографа (фиг. 15, а). Во многих случаях скорости определяются неустойчиво: имеются большие отклонения наблюдаемых точек от аппроксимирующей прямой, определения V_r проводятся на малых базах, по малому числу точек и, следовательно, с большими погрешностями [7]. Величины V_r , определенные по продольным профилям,



Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6



Фиг. 15. Определение граничных скоростей по способу разностного годографа (а) и по методу полей времен (б).

Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6

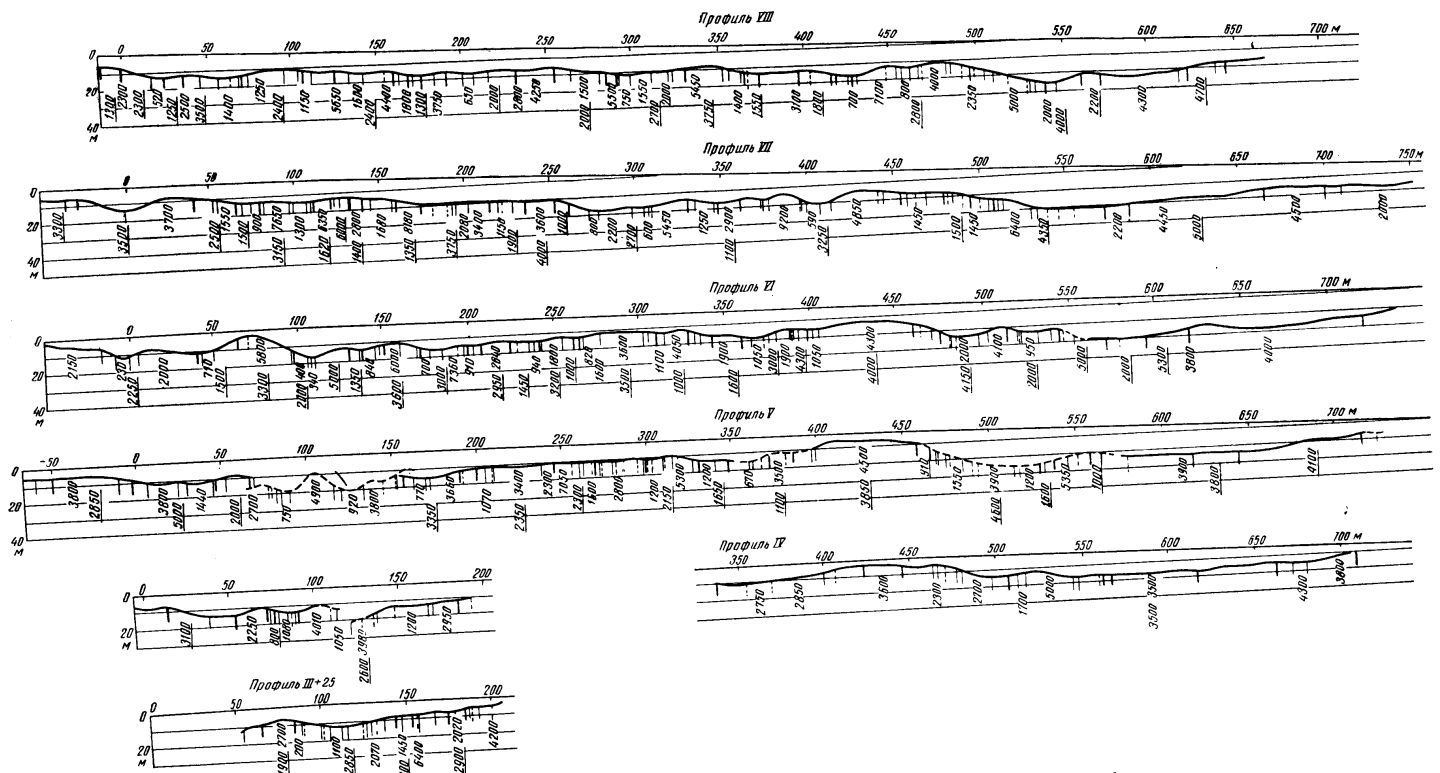
расположенным вдоль простираания слоев относительно большой мощности, мало меняются вдоль профиля, что указывает на отсутствие значительных изменений скоростей по простираанию пород.

Наличие аномально малых и аномально больших значений V_r , как правило, определенных на малых базах, может быть объяснено ошибками способа определения V_r в случае криволинейной преломляющей границы и вертикальных границ раздела [8]. Большие погрешности в определении V_r в рассматриваемом случае строения среды ставят под сомнение все величины V_r , полученные на малых базах; их можно рассматривать только как эффективные $V_r^{\text{эф}}$, которые не соответствуют истинным значениям V_r в слое, а отражают, в основном, рельеф преломляющей границы. Для иллюстрации этого проведем сопоставление распределения величин V_r с рельефом.

Сопоставление распределения величин V_r с рельефом. По системам продольных профилей методом полей времен были построены сейсмические разрезы (фиг. 16). При построении разрезов средняя скорость в покрывающей среде принималась постоянной и равной $\bar{V} = 400 \text{ м/сек}$. В случае значительной криволинейности наблюдаемых годографов построение границы методом полей времен технически было невозможно, так как нельзя было провести огибающие — изохроны. Вероятно, это связано с необходимостью строить поле времен не с постоянной, а с переменной скоростью. На таких участках построение проводилось способом t_0 , причем глубины откладывались по вертикали (на фиг. 16 эти участки отмечены пунктиром). Рассмотрение сейсмических разрезов показывает, что форма преломляющей границы значительно изменяется вдоль линии профиля — наблюдаются локальные впадины и поднятия; углы наклона крыльев на отдельных участках достигают $30\text{—}40^\circ$, а размеры структур вкост простираания малы — порядка $20\text{—}50 \text{ м}$.

На сейсмических разрезах (фиг. 16) приведены результаты определения V_r двумя способами. При сопоставлении значений V_r с рельефом преломляющей границы прежде всего отмечается, что на участках со сложной формой рельефа наблюдается частое изменение скоростей вдоль преломляющей границы. Сопоставление величин V_r , определенных по способу разностного годографа, с рельефом преломляющей границы показывает, что углублениям обычно соответствуют аномально малые ($V_r < 1000 \text{ м/сек}$), а поднятиям — аномально большие ($V_r > 6000 \text{ м/сек}$) значения граничных скоростей.

Полученные значения V_r могут быть объяснены погрешностями способа разностного годографа при криволинейных границах. Четко выраженной закономерной связи между величинами V_r , определенными методом полей времен, и рельефом преломляющей границы не наблюдается; можно отметить только, что обычно аномально большие V_r приурочены к участкам резкого изменения рельефа или к поднятиям в преломляющей границе. На участках с криволинейной формой преломляющей границы V_r , определенные разными способами, как правило, не совпадают; причем,



Фиг. 16. Сейсмические разрезы, на которых нанесены данные определения граничных скоростей разными способами. Жирными черточками отмечены результаты определения V_p методом полей времен, тонкими черточками — способом разностного годографа.

по данным разностного способа отмечается значительно бо́льшая дифференциация по скоростям, чем по данным метода полей времен. Это связано с методикой определения V_r .

При определении граничных скоростей методом полей времен, как указывалось выше, расстояние d между соседними точками на годографе, построенном вдоль преломляющей границы, существенно зависит от величины V_r и от «шага» между изохронами Δt , и в районе работ в среднем равнялось 15 м. Такое редкое расположение точек на годографе, построенном вдоль преломляющей границы, не позволяет выделять структуры малых размеров: слои с малой горизонтальной мощностью, локальные изменения рельефа преломляющей границы, которые сказываются на годографе в одной или двух точках. Это делает определение V_r по методу полей времен неустойчивым. При определении V_r способом разностного годографа d равно расстоянию между сейсмографами на профиле; в данном случае оно было выбрано равным 2,5 м, т. е. точки на разностном годографе располагались в 6 раз чаще, чем точки на годографе, построенном вдоль преломляющей границы при определении V_r методом полей времен. Это позволило, по величинам V_r , определенным способом разностного годографа, выделять слои с меньшей горизонтальной мощностью, чем по данным метода полей времен, но в связи с криволинейностью преломляющей границы, сами величины V_r получены с большими ошибками.

§ 6. СОВМЕСТНАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПО СИСТЕМАМ ПРОДОЛЬНЫХ ПРОФИЛЕЙ

Большие погрешности в определении V_r , которые возможны при интерпретации по продольным профилям в рассматриваемом случае строения среды, делают очень ненадежными результаты, полученные по каждому отдельному продольному профилю. Рассмотрим, возможно ли повышение достоверности полученных результатов, если проводить совместную интерпретацию ряда продольных профилей.

При сопоставлении величин граничных скоростей от профиля к профилю (фиг. 15,а) видно, что протяженные участки, на которых скорости постоянны, хорошо коррелируются от профиля к профилю. Во многих случаях участки небольшой протяженности, характеризующихся аномально малыми или аномально большими величинами V_r , определенными с малой точностью, также хорошо коррелируются от профиля к профилю. Последнее указывает на то, что сами эти величины не случайны для каждого отдельного профиля, а что они обусловлены геологическими особенностями участка работ.

По сводным графикам величин V_r , определенных методом полей времен (фиг. 15,б), не отмечается хорошей корреляции величин V_r от профиля к профилю; в некоторых случаях величины V_r коррелируются по двум-трем профилям. Плохая корреляция величин V_r от профиля к профилю при определении их методом полей времен может быть объяснена указанными выше причинами.

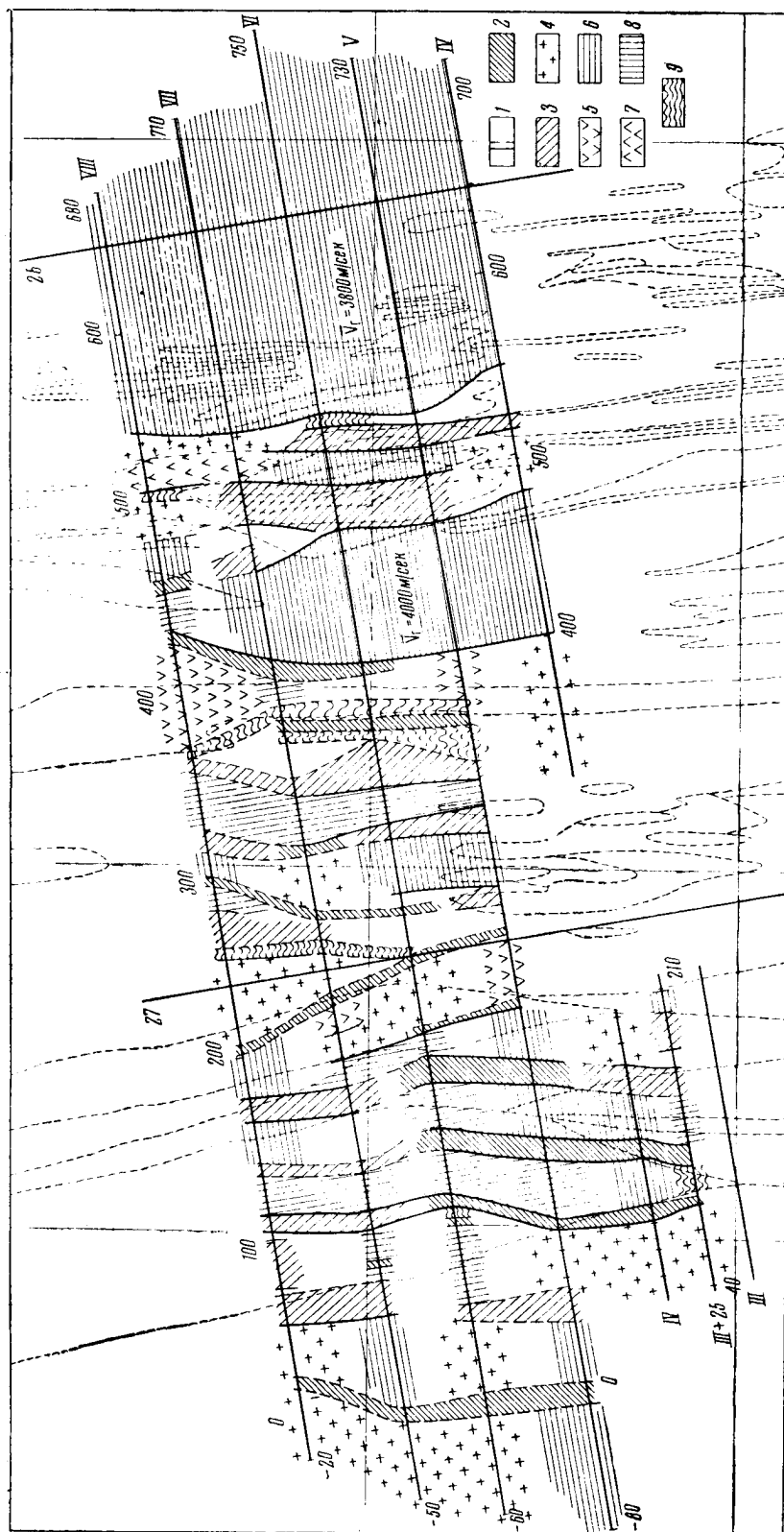
Карта граничных скоростей. По данным определения V_r способом разностного годографа была составлена карта граничных скоростей (фиг. 17). При построении карты граничных скоростей учитывался скачкообразный характер изменения граничных скоростей вдоль профиля и сохранение постоянного значения V_r на некоторых участках. Такое распределение V_r вдоль профиля не позволило проводить изолинии значений V_r , поэтому применялся способ построения карты, описанный в работе [11]. На карте граничных скоростей выделены зоны, внутри каждой из которых скорость может изменяться от профиля к профилю в некоторых пределах. Выбор интервала значений ΔV_r , в пределах которых величины V_r могут меняться от профиля к профилю, был сделан согласно работе [11]; ΔV_r было принято равным 1000 м/сек.

На карте граничных скоростей можно выделить несколько участков: 1) участки, характеризующиеся относительно устойчивыми определениями V_r на большом интервале профиля $l \sim 100$ м (пикеты, следующие за пикетом 560, и пикеты 400—470); 2) участок, характеризующийся резкой скоростной неоднородностью и сравнительно плохой коррелируемостью величин V_r от профиля к профилю (пикеты 480—540); 3) участок, характеризующийся резкой скоростной неоднородностью и хорошей коррелируемостью зон с малыми и большими значениями V_r (до пикета 400).

Сопоставление карты граничных скоростей (фиг. 17) с разрезами (фиг. 16) показывает, что устойчивые значения V_r и хорошая корреляция их от профиля к профилю наблюдаются на участках с относительно ровным (обычно повышенным) рельефом преломляющей границы. Резкая скоростная дифференциация наблюдается на участках с криволинейной преломляющей границей. В этом случае, выделенные на карте слои и величины V_r в них не дают представления об изменении физических свойств в среде; полученные значения V_r являются фиктивными и свидетельствуют о наличии определенных прослеживающихся особенностей рельефа. Для поисков рудных месторождений наибольший интерес представляют участки второго и третьего типа, которые характеризуются резкой скоростной неоднородностью вкrest и вдоль простирания и изменением рельефа преломляющей границы на этих участках.

Проведенное исследование граничных скоростей по площади показало, что такой подход может быть использован для выделения неоднородных структурных элементов строения поверхности фундамента, подобно тому, как это было сделано при менее детальных исследованиях [11, 13].

Определение наиболее вероятных значений V_r в слое. Если по системе продольных профилей можно выделить слои с близкими, но не равными значениями V_r , определенными по профилям, входящим в систему, то совместное использование значений V_r , полученных по каждому отдельному профилю, позволяет определить наиболее вероятное значение скорости \bar{V}_r в слое. При этом предполагается, что скорости в слое по простиранию не меняются, а



Фиг. 17. Карта граничных скоростей поверхности фундамента:

1 — границы зон с различными граничными скоростями; 2 — $V_r < 1000$ м/сек; 3 — $V_r = 1000 \div 1500$ м/сек; 4 — $V_r = 1600 \div 2500$ м/сек; 5 — $V_r = 2600 \div 3500$ м/сек; 6 — $V_r = 3600 \div 4500$ м/сек; 7 — $V_r = 4600 \div 5500$ м/сек; 8 — $V_r > 5500$ м/сек; 9 — бесконечные и отрицательные значения V_r .

различия в полученных по профилям значениях V_r объясняются ошибками определения. Пусть по каждому продольному профилю граничные скорости V_r определяются с разной точностью — относительные ошибки одного определения равны δ_k .

В тех случаях, когда относительные ошибки δ_k ряда определений мало отличаются друг от друга ($\Delta\delta_k \sim 20 \div 30\%$), для определения наиболее вероятных значений скорости \bar{V}_r в слое можно пользоваться формулой [13]

$$\bar{V}_r = \frac{\sum_{k=1}^n V_{rk}}{n}, \quad (3)$$

где V_{rk} — величина граничной скорости, определенная по профилю; n — число определений граничной скорости.

Средняя квадратическая ошибка \bar{m} среднего \bar{V}_r в этом случае равна

$$\bar{m} = \frac{\sum_{k=1}^n m_k}{n}. \quad (4)$$

Если относительные ошибки δ_k ряда определений существенно отличаются друг от друга ($\Delta\delta_k > 50\%$), то для определения наиболее вероятных значений \bar{V}_r в слое следует пользоваться формулой для неравноточных измерений [14]

$$\bar{V}_r = \frac{\sum_{k=1}^n p_k V_{rk}}{\sum_{k=1}^n p_k}, \quad (5)$$

где p_k — веса отдельных определений: $p_k = 1/m_k$; m_k — средняя квадратическая ошибка одного определения: $m_k = \delta_k V_{rk}$.

Средняя квадратическая ошибка \bar{m} среднего \bar{V}_r , определенного по формуле (5), равна

$$\bar{m} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^n p_k^2 m_k^2}{\left(\sum_{k=1}^n p_k\right)^2}} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^n p_k^2 V_{rk}^2 \delta_k^2}{\left(\sum_{k=1}^n p_k\right)^2}}. \quad (6)$$

Относительная ошибка $\bar{\delta}$ определения \bar{V}_r по системе профилей по сравнению с относительной ошибкой δ_k определения V_{rk} по одному профилю существенно уменьшается. Если предположить, что δ_k по всем профилям одинаковы, то $\frac{\bar{\delta}}{\delta_k} = \frac{1}{\sqrt{n}}$, т. е. относительная точность увеличивается в \sqrt{n} раз, где n — число определений V_r , равное числу профилей.

По формуле (5) были проведены определения наиболее вероятных значений граничных скоростей в слоях относительно большой мощности, приведенных на карте (фиг. 17). Величины V_r были взяты с продольных профилей, относительные погрешности определялись по графикам, приведенным на фиг. 13. На карте граничных скоростей (фиг. 17) приведены наиболее вероятные значения \bar{V}_r в слоях относительно большой мощности.

Сопоставление карты граничных скоростей с картой смен волн, выделенных по продольным профилям. Сопоставление карты смен волн, составленной на основании данных, полученных по продольным профилям (фиг. 11), с картой граничных скоростей (фиг. 17) показывает, что общее направление простираания скоростных зон совпадает с направлением простираания линий смен волн, а контуры зон совпадают с местами смен волн. Особенно хорошее совпадение наблюдается между зонами, характеризующимися аномально малыми и аномально большими значениями скоростей и уверенно прослеживающимися линиями смен волн; например, линиями 4, 5, 11, 12 и др. Динамические и кинематические особенности волн указывают на наличие изменения рельефа преломляющей границы на этих участках. По данным о скоростях и на основании данных о динамических и кинематических особенностях записи однозначно выделяется зона между линиями 13 и 14 (см. фиг. 11 и 17); эта зона характеризуется устойчивыми значениями величин граничных скоростей (фиг. 17) и почти полным отсутствием смен волн (фиг. 11). Проведенное сопоставление указывает на хорошее согласие двух карт.

Однако, на некоторых участках на карте граничных скоростей (фиг. 17) выделяется большее число скоростных зон, чем смен волн на карте динамических особенностей записи (фиг. 11, пк 150—350). Это объясняется недостаточной разрешенностью записей, полученных на средне-частотной аппаратуре.

Иногда использование динамических и кинематических особенностей записи имеет некоторое преимущество перед анализом граничных скоростей. Так, рассматривая на карте, представленной на фиг. 11, условные обозначения смен волн и направления изменения интенсивности в местах смен волн, можно качественно оценить характер изменения рельефа и упругих свойств преломляющей границы. Рассмотрение же карты граничных скоростей (фиг. 17), без привлечения данных о разрезах не всегда позволяет судить о характере изменения преломляющей границы. Например, на профилях VI, V и IV, пк ~ 480 (линия 14) на основании рассмотрения условных обозначений смен волн можно отметить наличие сброса или ступени в преломляющей границе, тогда как по карте граничных скоростей (фиг. 17) можно только установить, что на данном участке наблюдается контакт между зоной устойчивых значений скоростей и зоной, характеризующейся резкой дифференциацией по скоростям.

Таким образом, на основании исследований, проведенных в настоящем параграфе, можно сказать, что совместное использование данных о граничных скоростях V_r по системе продольных профилей позволяет

повышать достоверность и точность значений V_r , по сравнению с данными, полученными по каждому отдельному профилю.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных экспериментальных полевых работ показано, что при детальном исследовании неглубоко залегающей поверхности фундамента (H меньше 50—100 м), представленного метаморфическими и кристаллическими крутопадающими породами, целесообразно использовать системы продольных профилей, расположенных на небольшом расстоянии друг от друга.

На продольных профилях могут быть выделены различные типы смен волн, связанные с вертикальными контактами, с резким изменением рельефа преломляющей границы, с наличием сбросов и др. По динамическим и кинематическим особенностям записи в местах смен волн можно отделить смены волн, связанные с вертикальными контактами, от смен волн, связанных с изменением рельефа преломляющей границы. При наличии криволинейной преломляющей границы на сейсмограммах наблюдается четко выраженное искривление осей синфазности и резкое изменение динамических особенностей записи на участках, соответствующих углублениям преломляющей границы; в случае вертикального контакта при горизонтальной преломляющей границе наблюдается изменение динамических особенностей записи, иногда изменение V^* , но не наблюдается искривления осей синфазности.

По системам продольных профилей можно коррелировать отдельные смены волн, т. е. определенные особенности поверхности преломляющей границы, в результате чего может быть построена карта смен волн, по которой можно делать некоторые качественные выводы о характере строения преломляющей поверхности.

В случае резкой криволинейности поверхности вертикально-слоистой среды, состоящей из слоев малой горизонтальной мощности, определение граничных скоростей как методом полей времён, так и способом разностного годографа, проводится с большими погрешностями. Значения V_r , определенные на малых базах ($l \sim 10-30$ м), являются фиктивными, они не дают представления о физических свойствах пород, а обусловлены, в основном, изменением особенностей рельефа преломляющей границы.

При использовании систем продольных профилей можно составлять карты граничных скоростей. Корреляция скоростных зон малой протяженности указывает на трассирование особенностей рельефа преломляющей границы. Величины V_r , определенные на больших интервалах ($l \sim 100$ м), характеризуют упругие свойства сред. При совместной интерпретации по системе продольных профилей, пользуясь теорией взвешенных измерений, можно определить наиболее вероятные значения граничной скорости V_r в этих слоях.

Работы, проведенные со среднечастотной аппаратурой, показали недостаточную ее разрешающую способность для решения задач детального

исследования криволинейной поверхности вертикально-слоистой среды. В связи с этим, при решении указанных задач необходимо применять высокочастотную аппаратуру; переход на регистрацию более высоких частот ($f_{\text{рез}} > 100$ гц) позволит проводить более детальное расчленение неоднородной вертикально-слоистой среды в случае сильной и слабой скоростной дифференциации, более уверенно отмечать небольшие изменения рельефа преломляющей границы.

ЛИТЕРАТУРА

1. И. С. Берзон. Высокочастотная сейсмика. М., Изд-во АН СССР, 1957.
2. С. П. Стародубровская. Опыт трассирования погребенных нарушенных зон по динамическим характеристикам преломленных волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 5.
3. А. М. Епинатьева, Л. П. Иванова, В. В. Кун, Л. П. Шпорт. Некоторые вопросы методики сейсмической разведки палеозойского фундамента в Западной Сибири. В печати.
4. А. М. Епинатьева. Некоторые вопросы интерпретации поперечных годографов преломленных волн при наличии вертикальной границы раздела. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1953, № 1.
5. Г. А. Гамбурцев [и др.]. Корреляционный метод преломленных волн. М., Изд-во АН СССР, 1952.
6. С. А. Федотов. О кинематических и динамических особенностях волн, преломленных на криволинейной границе. Канд. дисс., Ин-т физики Земли АН СССР, 1958.
7. И. С. Берзон. Граничные скорости в некоторых метаморфических и кристаллических породах. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1955, № 2.
8. Н. И. Давыдова. Применение способа разностного годографа в случае вертикально-слоистых сред. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 5, 1956.
9. Г. А. Гамбурцев, И. С. Берзон. Высокочастотная сейсмическая разведка. Докл. АН СССР, 1955, 101, № 5.
10. А. Я. Меламуд. О выявлении чувствительности сейсмической аппаратуры. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1951, № 6.
11. А. М. Епинатьева. Составление карт граничных скоростей сейсмических волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1953, № 2.
12. Н. И. Халевин. Граничные скорости для некоторых пород фундамента Тургайской низменности. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 2.
13. П. И. Шилов. Способ наименьших квадратов. М., Геодезиздат, 1941.
14. Ю. Д. Буланже, А. А. Михайлов, Н. Н. Парийский. Формулы и таблицы для обработки гравиметрических наблюдений. М., Геодезиздат, 1949.
15. Гринева Т. П. Изучение наклонных сбросов корреляционным методом преломленных волн. Развед. и прикл. геофиз., вып. 25, 1958.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

*Л. И. Боканенко***К ВОПРОСУ О КОНТРОЛЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ
СЕЙСМОРЕГИСТРИРУЮЩИХ КАНАЛОВ**

Рассматривается вопрос о контроле чувствительности сейсмореги-
стрирующих каналов с учетом системы почва — сейсмограф. Показано, что
контроль чувствительности возможно осуществить инерционным спосо-
бом путем приложения силы к корпусу сейсмоприемника. При таком
способе приложения силы характеристики системы почва — сейсмограф
отличны от характеристик той же системы для случая, когда сила при-
ложена к почве. Найдены пути перехода от одних характеристик к другим.
Приведены экспериментальные данные, подтверждающие теоретические
расчеты.

При интерпретации сейсморазведочных данных с использованием
динамических особенностей записи возникает необходимость в контроле
чувствительности сейсморегистрирующих каналов.

Чувствительность сейсморегистрирующих каналов, в общем случае,
определяется чувствительностью аппаратуры и характеристикой системы,
которую образует сейсмограф, установленный на почве, т. е. системы
почва — сейсмограф. Характеристика системы почва — сейсмограф из-
меняется от точки наблюдения к точке, а также зависит от условий уста-
новки сейсмоприемника на данной точке наблюдения [1]. Поэтому конт-
роль чувствительности с учетом системы почва — сейсмограф имеет
смысл проводить непосредственно при расстановке сейсмоприемников на
рабочем профиле.

Контроль чувствительности сейсморегистрирующих каналов рассмот-
рен в работах [2, 3]. Однако, предложенный и широко применяемый в на-
стоящее время способ получения сейсмограмм «идентичности» каналов
при установке сейсмоприемников в однотипных условиях [2] не учиты-
вает условий установки приборов на рабочем профиле. Способ дополни-
тельных катушек [3] при применении электродинамических сейсмоприем-
ников с легкой подвижной массой вообще не позволяет учесть условия
установки сейсмоприемников.

Достаточно многочисленны работы (см. [1, 4, 5]), посвященные ре-
зонаансной системе почва — сейсмограф. В них рассмотрены вопросы о

зависимости характеристик системы почва — сейсмограф от параметров системы, а рассмотрение вопроса о контроле чувствительности аппаратуры, с учетом системы почва — сейсмограф, отсутствует. Таким образом, до сих пор не предложено способов контроля чувствительности сейсморегистрирующих каналов, позволяющих учесть условия установки сейсмоприемников на рабочем профиле.

В настоящей работе приведено обоснование способа контроля чувствительности сейсморегистрирующих каналов, позволяющего учесть систему почва — сейсмограф.

При проведении контроля чувствительности необходимо приложить к входам сейсморегистрирующих каналов равные воздействия. Как уже выяснено, при контроле чувствительности с учетом системы почва — сейсмограф, сейсмоприемники должны находиться на рабочем профиле, а, следовательно, приборы будут расположены на некотором расстоянии друг от друга. Поэтому практически возможно осуществить приложение равных воздействий только к корпусам сейсмоприемников. Именно такой способ контроля чувствительности¹, когда сила приложена к корпусу сейсмоприемника, и будет далее рассмотрен.

При сейсмической разведке, однако, воздействие приложено не к корпусу сейсмоприемника, а к почве, и затем через упругий и поглощающий слой почвы к корпусу сейсмоприемника. Таким образом, при контроле чувствительности и при регистрации сейсмических волн воздействие приложено по-разному: в случае контроля чувствительности — к корпусу сейсмоприемника; в случае обычной сейсмической записи — к почве. Следовательно, для обоснования рассматриваемого способа контроля чувствительности необходимо сопоставить частотные и фазовые характеристики системы почва — сейсмограф для случаев приложения силы к корпусу прибора и к почве, найти сходство и различие между ними и пути перехода от одних к другим.

Очевидно, что вид характеристик системы почва — сейсмограф при различных способах приложения силы не зависит от последующих звеньев (электромеханическая часть сейсмоприемника — гальванометр) сейсморегистрирующего канала. Поэтому при дальнейшем рассмотрении вопроса учитывается только система сейсмограф — почва, т. е. сейсмограф (в виде тяжелой массы), установленный на упругом основании с затуханием.

Систему почва — сейсмограф, представляющую собой систему с распределенными постоянными, заменим системой с сосредоточенными постоянными. Такая замена существенно упростит все расчеты и, согласно [1], для диапазона частот, представляющего интерес при сейсмической разведке, не внесет существенных искажений в полученные результаты.

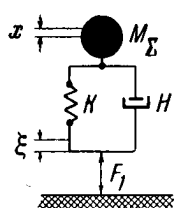
¹ Здесь и далее, для краткости, говоря «контроль чувствительности», будем подразумевать «контроль чувствительности с учетом системы почва — сейсмограф».

§ 1. ОСНОВНЫЕ СООТНОШЕНИЯ

Сила приложена к почве. Механическая схема системы почва — сейсмограф для случая, когда сила приложена к почве [4, 5], приведена на фиг. 1.

Уравнение движения корпуса сейсмоприемника под действием движения почвы будет иметь вид

$$-M_{\Sigma}\ddot{x} + H(\dot{\xi} - \dot{x}) + k(\xi - x) = 0$$



Фиг. 1. Механическая схема резонансной системы почва — сейсмограф в случае приложения силы к почве.

или

$$M_{\Sigma}\ddot{x} + H\dot{x} + kx = H\dot{\xi} + k\xi,$$

где k — жесткость системы почва — сейсмограф, H — константа демпфирования, $M_{\Sigma} = M_c + M_b + M_n$, M_c — масса сейсмоприемника, M_n — сокачающаяся масса почвы [1], M_b — масса подвижной части вибратора, x — абсолютное смещение корпуса сейсмоприемника, ξ — абсолютное смещение почвы. Введя обозначения $h = \frac{H}{2M_{\Sigma}}$, $n_0^2 = \frac{k}{M_{\Sigma}}$, получим

$$\ddot{x} + 2h\dot{x} + n_0^2x = 2h\dot{\xi} + n_0^2\xi. \quad (1)$$

Для стационарных колебаний частотная характеристика системы почва — сейсмограф $B_{п-с}$ при приложении воздействия к почве, определяемая как модуль отношения $\frac{x}{\xi}$, будет иметь вид:

$$B_{п-с} = \left| \frac{x}{\xi} \right| = \sqrt{n_0^4 + 4\omega^2 h^2} \cdot \frac{1}{\sqrt{(n_0^2 - \omega^2)^2 + 4\omega^2 h^2}}. \quad (2)$$

На фиг. 2,а приведено семейство теоретических частотных характеристик $B_{п-с}$ в зависимости от соотношения ω и n_0 . Параметром кривых является величина затухания h . На этом же графике пунктирной линией нанесено положение максимума характеристики $B_{п-с}$ при различных h , определенное из соотношения:

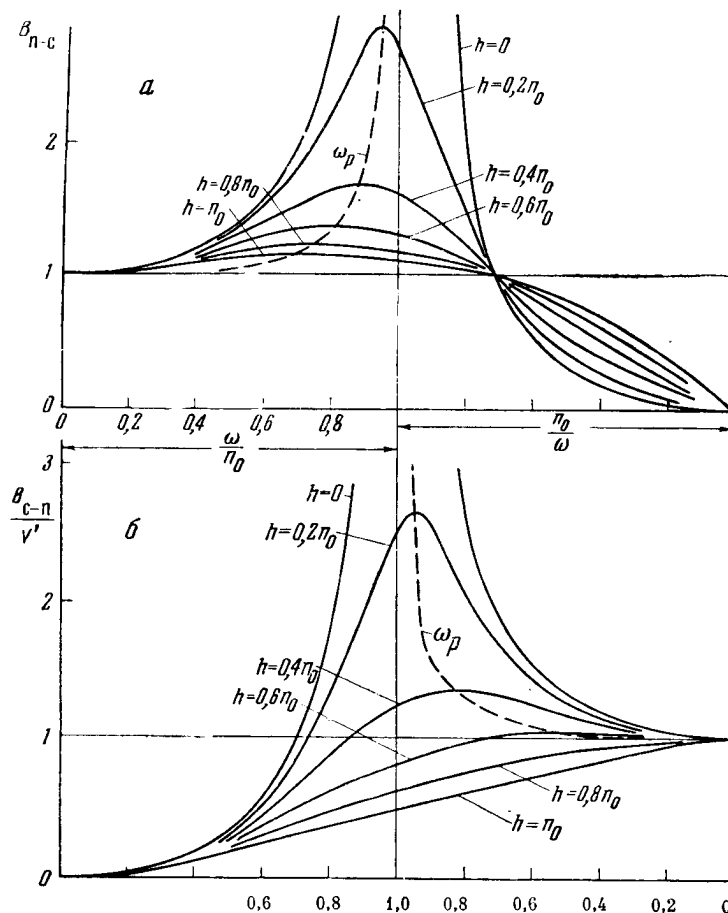
$$\omega_{p_{п-с}} = \frac{\sqrt{n_0^3 \sqrt{n_0^2 + 8h^2} - n_0^4}}{2h}.$$

Обсуждение характеристик $B_{п-с}$ будет дано несколько позже.

Сила приложена к корпусу сейсмоприемника. Силу к корпусу сейсмоприемника можно приложить либо силовым, либо инерционным способом. В первом случае сила приложена между корпусом сейсмоприемника и какой-либо неподвижной средой. Практически такой средой будет почва, образующая с прикладываемой силой резонансную систему, характеристику которой необходимо будет учитывать. Следовательно, силовой способ воздействия неприемлем.

Инерционный способ приложения возмущающей силы, широко применяемый в вибрационных платформах [6], состоит в том, что с корпусом

сейсмоприемника связан механический вибратор, и сила, воздействующая на сейсмоприемник, развивается за счет взаимодействия масс вибратора (его подвижной части) и сейсмоприемника.



Фиг. 2. Частотные характеристики резонансной системы почва — сейсмограф:

а — сила приложена к почве, б — сила приложена к корпусу сейсмоприемника.

Механическая схема системы сейсмограф — почва, в случае приложения силы к корпусу сейсмоприемника инерционным способом, приведена на фиг. 3. Как показано в работе [6], в этом случае уравнение движения корпуса сейсмоприемника под действием движения вибратора будет иметь вид:

$$\ddot{x} + 2h\dot{x} + n_0^2x = V\ddot{x}_1, \quad (3)$$

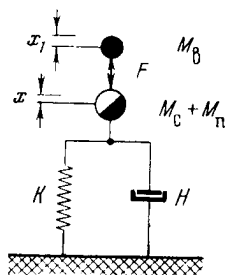
где $V = \frac{M_v}{M_\Sigma}$ — коэффициент инерционной связи; x_1 — смещение подвижной массы вибратора относительно корпуса сейсмоприемника.

Для стационарных колебаний частотная характеристика системы сейсмограф — почва $B_{с-п}$, при приложении воздействия к корпусу сеймо-

приемника инерционным способом, определяемая как модуль отношения $\frac{x}{x_1}$, будет иметь вид:

$$B_{с-п} = \left| \frac{x}{x_1} \right| = V \omega^2 \frac{1}{\sqrt{(n_0^2 - \omega^2)^2 + 4\omega^2 h^2}}. \quad (4)$$

На фиг. 2, б приведено семейство теоретических частотных характеристик $B_{с-п}/V$ (где V — постоянная для данной резонансной системы, величина) в зависимости от соотношения ω и n_0 . Параметром кривых является величина h . На этом же графике пунктирной линией нанесено положение максимума $B_{с-п}$ при различных h , определенное из соотношения



$$\omega_{pс-п} = \frac{n_0^2}{\sqrt{n_0^2 - 2h^2}}.$$

Фиг. 3. Механическая резонансная система сейсмографа — почва в случае приложения силы к корпусу сейсмоприемника.

Как будет показано в § 4, при экспериментальном определении $B_{с-п}$ величина коэффициента инерционной связи имеет несколько иное, чем принято ранее, численное значение:

$$V' = \frac{M_в + M_с}{M_\Sigma}. \quad (5)$$

Это значение коэффициента инерционной связи V' в формуле (4) и примем при дальнейшем изложении.

§ 2. СОПОСТАВЛЕНИЕ ЧАСТОТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК СИСТЕМЫ ПОЧВА — СЕЙСМОГРАФ

Сопоставление формы частотных характеристик $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$. Для сопоставления можно выделить две области: 1) область частот, значительно отличающихся от собственной частоты системы ($\omega \gg n_0$ или $\omega \ll n_0$), и 2) область частот, близких к собственной частоте системы ($\omega \approx n_0$).

1. На частотах ω , значительно больших или меньших частоты n_0 , частотные характеристики системы почва — сейсмограф при приложении силы к почве ($B_{п-с}$) и к корпусу прибора ($B_{с-п}$) имеют существенно различную форму, причем это различие не зависит от величины затухания h . Действительно, при $\omega \rightarrow 0$, $B_{с-п} \rightarrow 0$, а $B_{п-с} \rightarrow 1$; при $\omega \rightarrow \infty$, $B_{с-п} \rightarrow 1$, а $B_{п-с} \rightarrow 0$, т. е. характеристика $B_{с-п}$ открыта в область высоких частот, в то время как характеристика $B_{п-с}$ открыта в область низких частот.

2. В области частот ω , близких к n_0 , частотные характеристики $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$ одинаковы по форме только при малых величинах затухания ($h \leq 0,2 n_0$). В этом случае крутизна срезов частотных характеристик практически одинакова, а различие в частотах максимумов характеристик, как это видно из графика фиг. 4, невелико и не превышает 10%.

При значениях затухания $h > 0,2 n_0$ в области частот ω близких к n_0 частотные характеристики $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$ по форме существенно различны. Максимумы частотных характеристик для одних и тех же h не совпадают (см. фиг. 2); по мере увеличения затухания максимум $B_{с-п}(\omega_{p_{с-п}})$ перемещается в сторону более высоких частот, а максимум $B_{п-с}(\omega_{p_{п-с}})$ в сторону более низких частот, чем n_0 . Как видно из графика фиг. 4, различие в ω_p уже при $h/n_0 = 0,4$ достигает 30% и далее при увеличении затухания h быстро возрастает. Кроме того, при увеличении затухания h частотные характеристики $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$ в области максимума выполаживаются, причем, как показывают расчеты, при $h = 1/\sqrt{2}$ характеристика $B_{с-п}$ не имеет максимума. В то же время характеристика $B_{п-с}$ имеет максимум при любых значениях h . Как видно из графиков фиг. 2, крутизны срезов частотных характеристик $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$ при $h > 0,2 n_0$ неодинаковы и тем больше, чем больше затухание h .

Таким образом, частотные характеристики $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$ по форме практически одинаковы на частотах, близких к собственной частоте системы при малом затухании ($h/n_0 \leq 0,2$), что соответствует, согласно [1], поверхностной установке сейсμοприемника без засыпки. При установке сейсμοприемника в ямке с засыпкой, наиболее часто применяемой в сейсморазведке, $h/n_0 > 0,2$. В этом случае частотные характеристики $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$ имеют существенно различную форму.

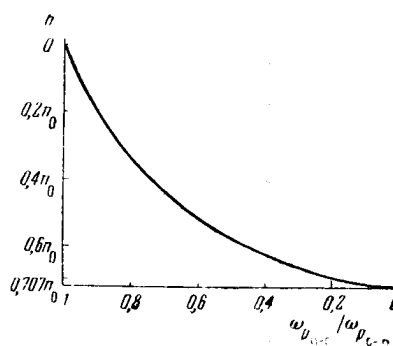
Соотношение амплитуд $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$. При проведении контроля чувствительности наиболее важно знать соотношения амплитуд $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$ в рабочем диапазоне частот. Из (2) и (4) видно, что отношение амплитуд

$$B_{п-с} / B_{с-п} = \frac{\omega^2}{V n_0^4 + 4\omega^2 h^2} V' \quad (6)$$

определяется, во-первых, соотношением формы частотных характеристик, и, во-вторых, величиной коэффициента инерционной связи V' .

На фиг. 5 приведен график зависимости отношения амплитуд $B_{п-с} / B_{с-п}$ для различных величин затухания h , при $V' = 1$. Как видно из графика фиг. 5, при любом данном затухании амплитуды $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$ равны лишь на одной какой-либо частоте ω (например, для $h = 0,4 n_0$, $\omega = n_0 / 0,85$) или незначительно отличаются друг от друга (не более 10%) в пределах небольшой области около этих частот. Вне этих частот амплитуды $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$ существенно различны (при $\omega/n_0 = 0,8$ и $h = 0$, $B_{п-с} / B_{с-п} = 1,5$).

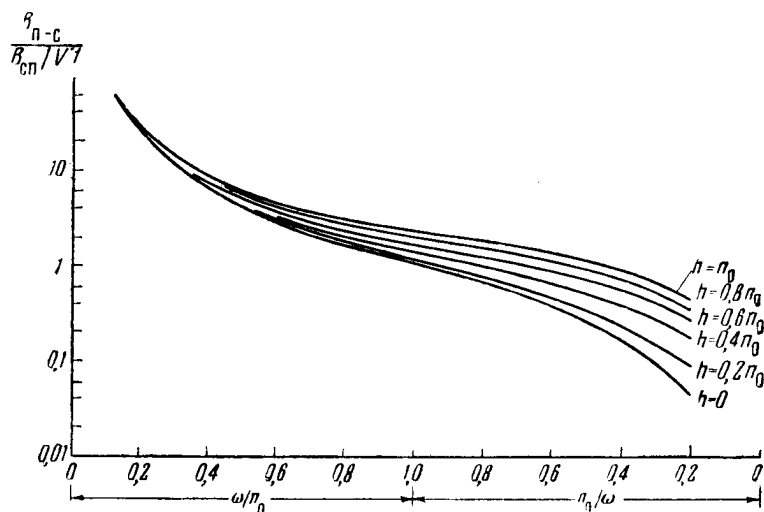
Таким образом, даже незначительное различие в форме $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$ приводит к существенному различию в амплитудах. Это объясняется тем, что по форме характеристики $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$ практически одинаковы при



Фиг. 4. Зависимость $\omega_{п-с} / \omega_{с-п}$ для различных величин затухания h .

малых h , когда крутизны срезов велики. В этом случае даже незначительное смещение характеристик друг относительно друга приводит к значительному различию амплитуд $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$.

Ранее предполагалось, что $V' = 1$, однако $V' = (M_в + M_с) / (M_в + M_с + M_п)$ при установке сейсмоприемника на почве всегда меньше единицы и, что самое важное, будучи постоянной для данной установки прибора, величина V' изменяется при изменении условий установки прибора. Это



Фиг. 5. Соотношение $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$ для различных величин затухания h .

связано с тем, что в выражение для V' входит величина сокачающейся массы $M_п$ почвы.

Оценим возможные пределы изменения V' для случая установки сейсмоприемника в ямке с засыпкой. Согласно [7],

$$M_п = 1/2 v \rho_п, \quad (7)$$

где v — объем прибора, а $\rho_п$ — плотность почвы. Принимая $M_в + M_с = v \rho_{ср}$, где $\rho_{ср}$ — средняя плотность материала, из которого сделан прибор, и подставляя значения $M_п$ и $M_в + M_с$ в (5), получим

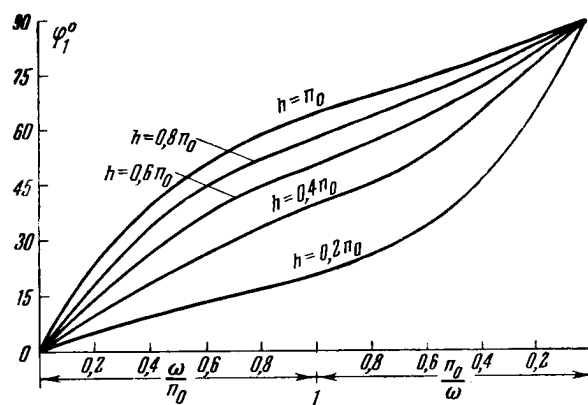
$$V' = \frac{1}{1 + \rho_п / 2\rho_{ср}}.$$

Если принять $\rho_{ср} = 5 \text{ г/см}^3$ (для СПМ-16 $\rho_{ср} = 6 \text{ г/см}^3$, для СЭДС $\rho_{ср} = 4 \text{ г/см}^3$), а $\rho_п$ равным 1,1 и 1,9 г/см^3 , то V' будет соответственно равно 0,9 и 0,84, т. е. изменение V' за счет изменения плотности почвы незначительное и не превышающее 10%. Однако, как будет показано в § 3, формула (7) дает существенно заниженные значения сокачающейся массы почвы, так как не учитывает характера контакта прибора с почвой. В действительности величина сокачающейся массы почвы при изменении условий установки прибора может изменяться в два раза.

Следовательно, во столько же раз будет изменяться величина V' , и за счет этого — соотношение амплитуд $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$.

Таким образом, амплитуды $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$, в общем случае, будут различны, и это различие необходимо учитывать при проведении контроля чувствительности.

Для перехода от $B_{с-п}$ к $B_{п-с}$ необходимо знать параметры резонансной системы почва — сейсмограф: n_0 , h и V' . Способы их определения приведены в § 4.



Фиг. 6. Зависимость добавочного фазового сдвига φ_1 от ω и n_0 для различных значений затухания h .

Фазовые соотношения. Для случая приложения силы к корпусу сейсмоприемника фазовую характеристику $\varphi_{с-п}$ системы сейсмограф — почва, определяющую разность фаз между x и x_1 , согласно (3), можно найти из выражения:

$$\varphi_{с-п} = \arctg \frac{2\omega h}{n_0^2 - \omega^2}. \quad (8)$$

Для случая приложения силы к почве, фазовую характеристику $\varphi_{п-с}$, определяющую разность фаз между x и ξ , согласно (1), можно определить из соотношения

$$\varphi_{п-с} = \arctg \frac{2\omega h}{n_0^2 - \omega^2} + \arctg \frac{2\omega h}{n_0^2}. \quad (9)$$

Из сопоставления (8) и (9) видно, что фазовая характеристика системы почва — сейсмограф $\varphi_{п-с}$ отличается от фазовой характеристики $\varphi_{с-п}$ на добавочный угол

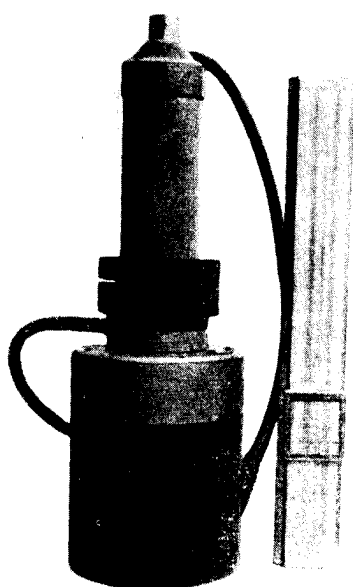
$$\varphi_1 = \arctg \frac{2\omega h}{n_0^2}.$$

График зависимости φ_1 от соотношения ω и n_0 для различных величин затухания h в системе почва — сейсмограф приведен на фиг. 6. Как видно из графика фиг. 6, величина φ_1 монотонно возрастает от $\varphi_1 = 0^\circ$

при $\omega = 0$ до $\varphi_1 = 90^\circ$ при $\omega = \infty$, причем величина φ_1 для данного отношения ω/n_0 тем больше, чем больше затухание в системе почва — сейсмограф. Пользуясь формулами (8) и (9) и зная n_0 и h , можно перейти от $\varphi_{с-п}$ к $\varphi_{п-с}$.

§ 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Для проверки основных теоретических выводов были проведены лабораторные и полевые эксперименты, результаты которых здесь приведены.



Фиг. 7. Прибор — сейсмоприемник СМ-16 и вибратор (сейсмограф СЭДС), применявшийся при экспериментах.

Экспериментальные частотные характеристики $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$. В лабораторных условиях были получены экспериментальные частотные характеристики системы почва — сейсмограф при приложении силы к «почве» ($B_{п-с}$) и к корпусу сейсмоприемника ($B_{с-п}$).

Для этого на вибрационной платформе был установлен прибор (см. фиг. 7), состоящий из сейсмоприемника СМ-16 и вибратора. В качестве последнего использовался сейсмоприемник СЭДС. Корпус сейсмоприемника СМ-16 и корпус вибратора жестко скреплены между собой и составляют в механическом отношении одно целое. При такой конструкции (платформа и установленный на ней сейсмоприемник с вибратором) при возбуждении сейсмоприемника от платформы моделируется приложение силы к «почве»; при возбуждении от вибратора — моделируется приложение силы к корпусу сейсмоприемника. Для создания резонансной системы прибор — платформа между ними была проложена губчатая резина, а для затухания — налито машинное масло. Полученные экспериментальные частотные характеристики приведены на графике фиг. 8 сплошными линиями.

Из рассмотрения приведенных экспериментальных частотных характеристик $B_{п-с}$ и $B_{с-п}$ видно, что при приложении силы к «почве» (платформе) резонансная частота системы почва — сейсмограф расположена на более низкой частоте ($f = 34$ гц), чем резонансная частота ($f = 40$ гц) той же системы при приложении силы к корпусу прибора. Форма частотных характеристик различна: $B_{с-п}$ соответствует фильтру высоких частот, а $B_{п-с}$ — фильтру низких частот. Амплитуды $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$,

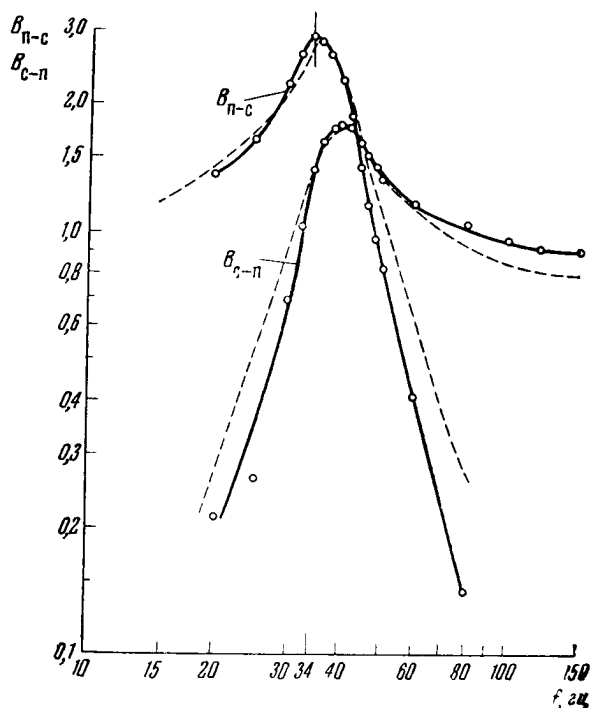
измеренные на одной и той же частоте, равны только на частоте 44 гц. На остальных частотах они существенно различны.

Сопоставление экспериментальных характеристик с теоретическими (пунктир, фиг. 8), рассчитанных для тех же параметров системы ($h/n_0 = 0,2$, $f_0 = n_0/2\pi = 37$ гц), показывает их хорошее совпадение. Следовательно, экспериментальные данные подтверждают теоретические расчеты и указывают на правильность выводов, сделанных выше на основе расчетов.

Результаты полевого эксперимента. Для того, чтобы показать, каково влияние сокачающей массы почвы на соотношение чувствительности сейсморегистрирующих каналов в случае приложения силы к корпусу сейсμοприемника и в случае приложения силы к почве, был проведен в полевых условиях следующий эксперимент.

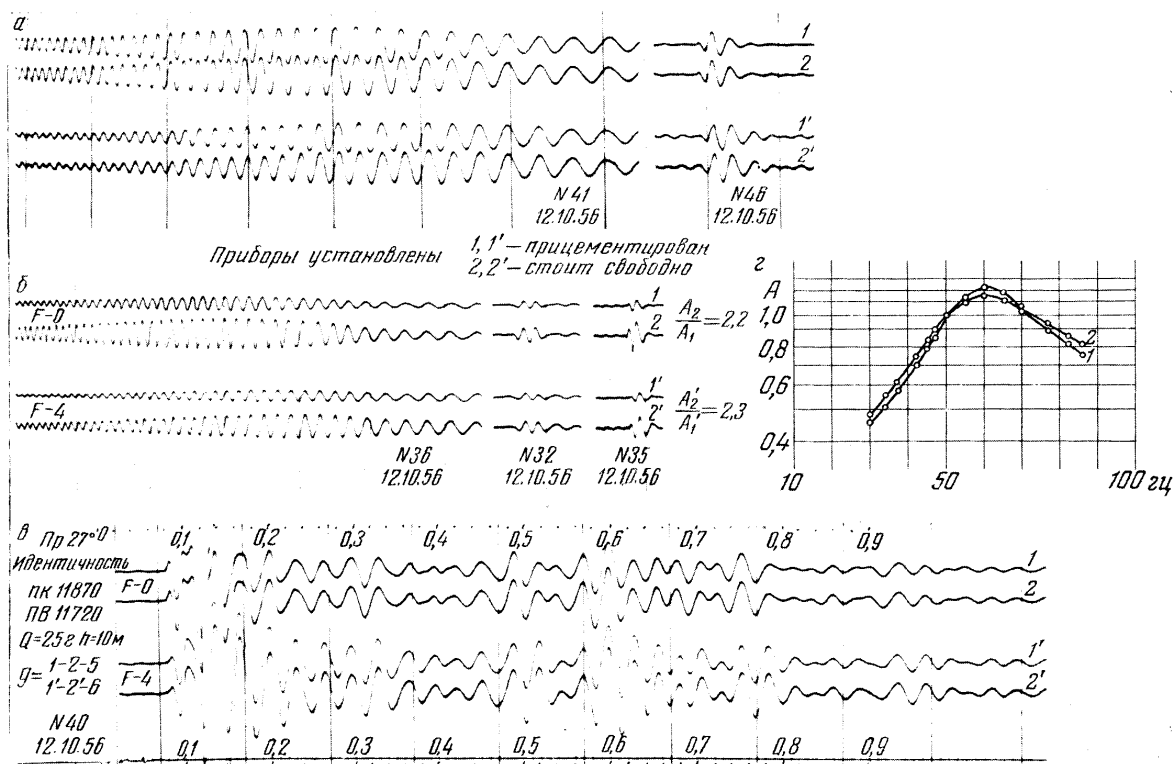
Два прибора 1 и 2, состоящие каждый из сейсμοприемника (типа СПМ-16) и датчика (сейсмограф типа СЭДС), были подключены: сейсμοприемники на выходы четырех, соединенных попарно, усилителей сеймостанции СС-26-51-Д, работающих на фильтрациях 0 и 4, а датчики соеди-

нены последовательно и подключались либо к звуковому, либо к импульсному генератору. Первоначально для приборов, свободно подвешенных на резиновых жгутах, была получена запись (фиг. 9,а), характеризующая идентичность каналов аппаратуры при возбуждении от датчика в стационарном и импульсном режимах. Из рассмотрения этих сейсмограмм видно, что идентичность каналов (для одной и той же фильтрации) при возбуждении от датчика удовлетворительная: фазовые сдвиги отсутствуют, а амплитуды записи практически одинаковы. Затем приборы были установлены на массивную бетонную плиту (опора вышки глубокого бурения), причем прибор 1 был прицементирован к плите, а прибор 2 установлен свободно на специально отшлифованной поверхности плиты. При такой установке приборов при возбуждении от вибраторов



Фиг. 8. Частотные характеристики резонансной системы почва — сейсмограф при приложении силы к «почве» — $B_{п-с}$ и к корпусу прибора — $B_{с-п}$.

Сплошные линии — экспериментальные, штриховые — расчетные данные.



Фиг. 9. Сейсмограммы, иллюстрирующие влияние сокачающей массы почвы на амплитуду записи сейсмоприемников.

были получены сейсмограммы фиг. 9,б и зарегистрирован взрыв — сейсмограмма фиг. 9,в.

Отсутствие фазовых сдвигов на сейсмограммах фиг. 9,б, практическое совпадение формы записи на сейсмограммах фиг. 9,в, а также совпадение приведенных на фиг. 9,г графиков отношения амплитуды записи на любой частоте к амплитуде записи на частоте в 50 гц для каналов 1 и 2, определенное по сейсмограмме фиг. 9,б, показывает, что резонансные явления в системе прибор — бетонная плита отсутствуют (или одинаковы).

Вместе с тем из рассмотрения сейсмограмм фиг. 9,б видно, что как для импульсного, так и для стационарного режимов возбуждения при приложении воздействия к корпусу прибора запись прицементированного прибора по амплитуде в 2,2 раза меньше, чем у прибора, стоящего свободно. В то же время, при приложении воздействия к почве (взрыв, сейсмограмма фиг. 9,в) запись как прицементированного, так и свободно стоящего приборов по амплитуде и форме записи (на одной и той же фильтрации) практически одинаковы. Отсюда следует, что различие в амплитудах записи при приложении воздействия к корпусу прибора обусловлено только большей сокачающейся массой у прицементированного прибора, чем у прибора, стоящего свободно.

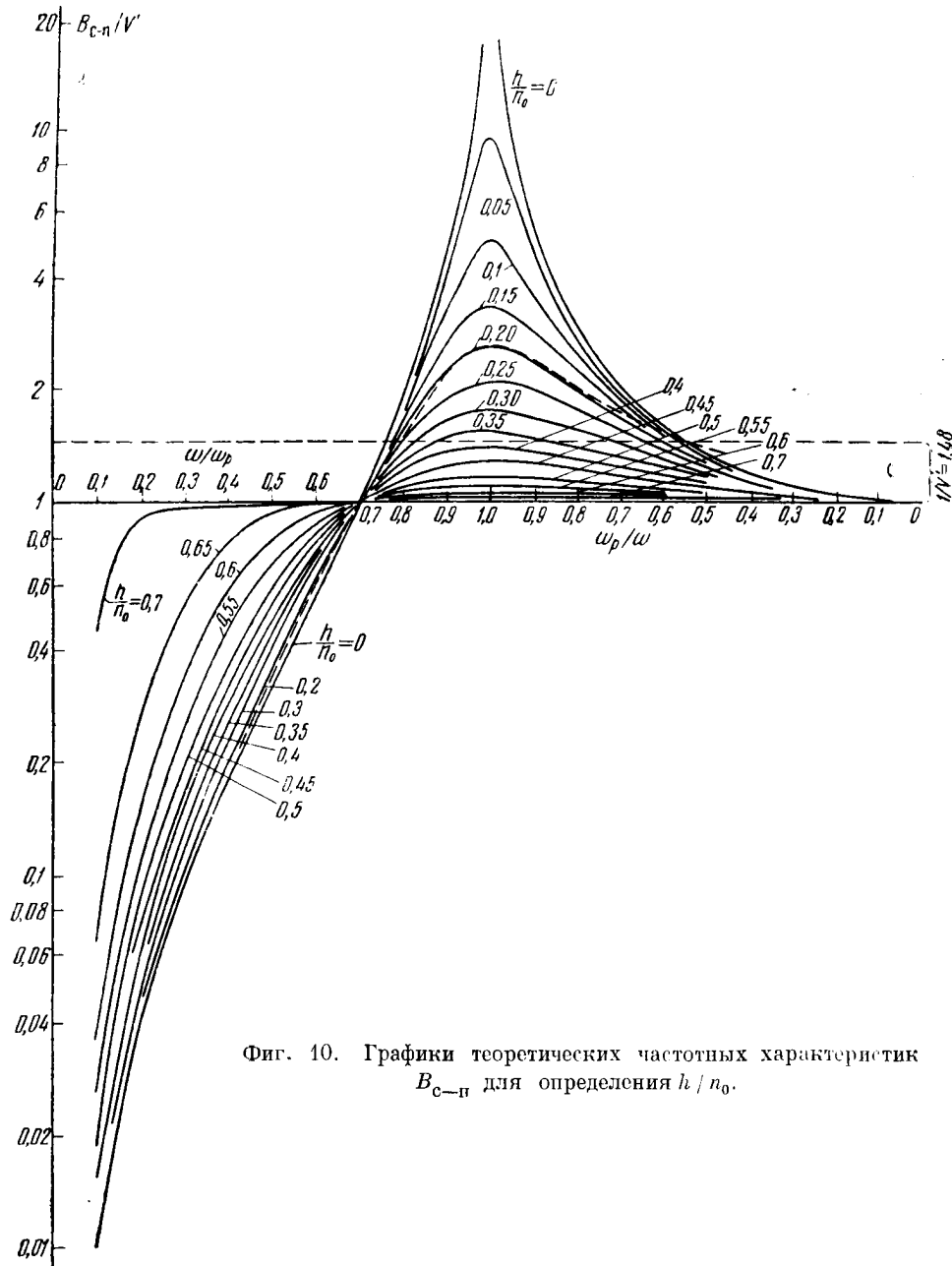
Таким образом, приведенный эксперимент показывает, что при приложении воздействия к корпусу прибора инерционным способом необходимо учитывать величину сокачающейся массы почвы, так как последняя в этом случае во многом определяет соотношение амплитуд записи.

Кроме того, на основании этого эксперимента можно прийти к следующему выводу. Согласно формуле (7), сокачающиеся массы как у прицементированного, так и у свободно стоящего прибора должны быть равны, так как площади контакта приборов с плитой практически равны, а среда, на которой они установлены, одна и та же. Но раз равны сокачающиеся массы, а резонансные явления отсутствуют, то при приложении равных сил к корпусам приборов должны быть равны и амплитуды их записи. Однако эксперимент показывает, что это не так — амплитуда записи у прицементированного прибора в 2,2 раза меньше, чем у стоящего свободно. Следовательно, в формуле (7) не учитывается весьма важный фактор — характер контакта прибора с почвой, а в нашем случае — с плитой.

§ 4. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ РЕЗОНАНСНОЙ СИСТЕМЫ ПОЧВА — СЕЙСМОГРАФ

Для перехода от характеристик системы сейсмограф — почва для случая приложения силы к корпусу прибора к характеристикам той же системы, но для случая приложения силы к почве, необходимо определить параметры систем n_0 , h и V' . При этом такие параметры системы сейсмограф — почва, как плотность почвы и скорость распространения упругих волн в почве, нам остаются неизвестными.

Определение n_0 и h . Экспериментальную частотную характеристику $B_{с-п}$ для случая приложения силы к корпусу прибора можно найти



Фиг. 10. Графики теоретических частотных характеристик $B_{с-п}$ для определения h/n_0 .

способом, приведенным в работе [8]. По экспериментальной характеристике $B_{с-п}$ определяется частота ω_p максимума характеристики, которая в общем случае, когда $h \neq 0$, не равна резонансной частоте n_0 .

Для нахождения n_0 и h необходимо сопоставить экспериментальную характеристику с теоретическими, рассчитанными для различных отношений h/n_0 , но при $V' = 1$.

Семейство таких теоретических характеристик приведено на графике фиг. 10, где по оси абсцисс отложены отношения ω к ω_p , а по оси ординат — амплитуды $B_{с-п}$ при $V' = 1$. Перестроив нашу экспериментальную характеристику в такой же системе координат, совмещаем ее с одной из теоретических, имеющей ту же форму, и определяем h/n_0 .

На фиг. 11 приведен график отношения ω_p/n_0 для различных h/n_0 . По этому графику по найденному отношению h/n_0 определяем ω_p/n_0 . Поскольку ω_p известно, то определяем отдельно n_0 и h .

В качестве примера на графике фиг. 10 пунктиром нанесена частотная характеристика резонансной системы «почва» — сейсмограф, полученная при эксперименте на вибрационной платформе. Как видно из фиг. 10, она хорошо совпадает с теоретической характеристикой для $h/n_0 = 0,20$. При дальнейшем определении найдено, что $f_0 = n_0/2\pi = 37$ гц.

Определение коэффициента инерционной связи. Если известна теоретическая характеристика $B_{с-п}$, рассчитанная для тех же параметров системы, что и экспериментальная, но при $V' = 1$, то искомый коэффициент инерционной связи будет равен

$$V' = \frac{B_{с-п\text{эксп}}}{B_{с-п\text{теор}}}.$$

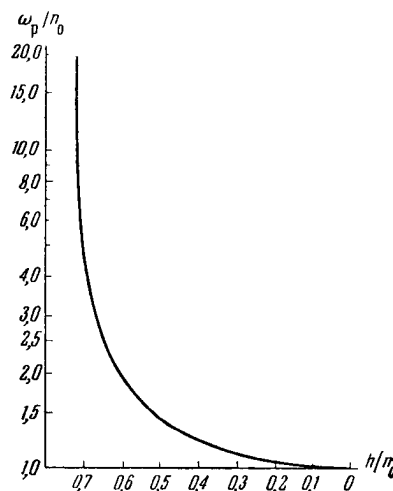
Определение V' можно выполнить графически при сопоставлении наблюдаемой характеристики с экспериментальными, приведенными на графике фиг. 8.

В качестве примера по экспериментальной характеристике $B_{с-п}$, полученной на виброплатформе, по графику фиг. 10 была найдена величина $1/V'$, равная 1,48, отсюда $V' = 0,68$. Поскольку, $1/V' = 1 + M_{п}/M_{в} + M_{с} = 1,48$, то сокачающаяся масса почвы в этом случае $M_{п} = 0,48(M_{в} + M_{с})$. При эксперименте $M_{в} + M_{с} = 6$ кг, следовательно, сокачающаяся масса почвы равна в этом случае 2,88 кг.

Определение характеристики $B_{п-с}$. Если известна частотная характеристика системы сейсмограф — почва $B_{с-п}$ для случая приложения силы к корпусу сейсмоприемника и параметры этой системы n_0 , h и V' , то перейти к характеристике $B_{п-с}$, когда сила приложена к почве, можно по формуле (6).

Зная $B_{п-с}$ для n каналов, можно найти соотношение чувствительности этих каналов, т. е. осуществить контроль чувствительности сейсморегирующих каналов с учетом системы почва — сейсмограф.

Связь между V и V' . При определении характеристик $B_{с-п}$ способом, приведенным в работе [8], значение коэффициента инерционной связи V'



Фиг. 11. График зависимости ω_p/n_0 от h/n_0 .

несколько отлично от V , принятого при выборе обозначений, по аналогии с обозначениями в работе [6]. Это получается за счет того, что характеристика $B_{с-п}$ определяется как отношение характеристик B_2/B_1 . B_1 — это характеристика аппаратуры для случая свободного подвеса прибора

$$B_1 = \frac{M_B}{M_B + M_c} \cdot B_K,$$

где B_K — характеристика приемного канала; B_2 — суммарная характеристика системы почва — сейсмограф и B_K

$$B_2 = \frac{M_B}{M_B + M_c + M_{п}} \frac{\omega^2}{\sqrt{(n_0^2 - \omega^2)^2 + 4\omega^2 h^2}} B_K.$$

Тогда

$$B_{с-п} = \frac{B_2}{B_1} = \frac{1}{1 + M_{п}/M_B + M_c} \frac{\omega^2}{\sqrt{(n_0^2 - \omega^2)^2 + 4\omega^2 h^2}}$$

и, следовательно,

$$V' = \frac{1}{1 + M_{п}/M_B + M_c}.$$

Величины V и V' связаны между собой соотношением:

$$V' = V \left(1 + \frac{M_c}{M_B} \right).$$

ВЫВОДЫ

1. Контроль чувствительности сейсморегистрирующих каналов с учетом системы почва — сейсмограф имеет смысл проводить только при расстановке сейсмоприемников непосредственно на рабочем профиле. Обусловлено это тем, что характеристики системы почва — сейсмограф изменяются при изменении условий установки.

При расположении приборов на рабочем профиле равные воздействия возможно осуществить путем приложения силы к корпусам приборов инерционным способом. Такой способ приложения силы не соответствует случаю, имеющему место в сейморазведке, когда сила приложена не к корпусу прибора, а к почве и затем через упругий и поглощающий слой почвы к корпусу прибора. Однако, между характеристиками системы почва — сейсмограф для различных случаев приложения силы существует закономерная взаимосвязь, используя которую можно перейти от одних характеристик к другим.

2. По форме частотные характеристики системы почва — сейсмограф при приложении силы к корпусу прибора $B_{с-п}$ и при приложении силы к почве $B_{п-с}$ совпадают на частотах близких к резонансной при малых затуханиях — $h/n_0 \leq 0,2$, что соответствует поверхностной установке сейсмоприемников без засыпки. При $h/n_0 > 2$, что соответствует установке сейсмоприемника в ямке с засыпкой, характеристики $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$ по

форме различны: характеристика $B_{с-п}$ соответствует фильтру высоких частот, а $B_{п-с}$ — фильтру низких частот.

Амплитуды $B_{с-п}$ и $B_{п-с}$, определенные на одной и той же частоте, имеют различную величину.

Различие как в форме частотных характеристик обоих видов, так и в амплитудах необходимо учитывать при проведении контроля чувствительности сейсморегистрирующих каналов.

3. Фазовая характеристика $\varphi_{п-с}$ отличается от фазовой характеристики $\varphi_{с-п}$ на добавочный угол φ_1 . Величина φ_1 изменяется от 0 до 90° .

4. Найдя экспериментальную характеристику $B_{с-п}$, можно определить параметры системы почва — сейсмограф — n_0 , h и V' , а затем определить частотную характеристику $B_{п-с}$. Имея характеристики $B_{п-с}$ для n каналов, можно найти соотношение чувствительности этих каналов, т. е. осуществить контроль чувствительности сейсморегистрирующих каналов с учетом системы почва — сейсмограф.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. И. П. Пасечник. Результаты экспериментального изучения резонансных явлений в колебательной системе почва — сейсмограф. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1952, № 3.
2. А. Я. Меламуд. О контроле чувствительности сейсмической аппаратуры. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1953, № 1.
3. Л. И. Боканенко. Определение частотных и фазовых характеристик электродинамических сейсмоприемников при помощи дополнительных катушек возбуждения. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 7.
4. Г. А. Гамбурцев. Основы сейсморазведки, Гостоптехиздат, 1959.
5. С. Ф. Больших. Влияние места установки сейсмографа на характеристики сейсморегистрирующего канала. Прикл. геофиз., вып. 9, Гостоптехиздат, 1952.
6. Ю. В. Ризниченко. Инерционная вибрационная платформа. Изв. АН СССР, серия географ. и геофиз., 1939, № 3.
7. F. F. Evison. Electromechanical source of elastic waves in ground. Proc. Phys. Soc., B, v. 64, pt. 4, № 376, 1951, p. 311—322.
8. И. П. Пасечник. Методика экспериментального изучения резонансных явлений в колебательной система почва — сейсмограф. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1952, № 1.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

А. Я. Меламуд, Н. С. Шипилин

ВЫСОКОЧАСТОТНАЯ СЕЙСМИЧЕСКАЯ АППАРАТУРА

Изложены требования, которым должна отвечать сейсмическая аппаратура, предназначенная для работ по высокочастотной сейсмике. Описываются два типа высокочастотных сейсмических станций, которые применялись при работах по методу высокочастотной сейсмике в Институте физики Земли АН СССР. Приводятся полевые материалы по сравнению работы высокочастотных станций и обычно применяющихся среднечастотных станций.

В Геофизическом институте АН СССР, ныне Институте физики Земли АН СССР, в 1946—1951 гг. был разработан новый метод сейсмической разведки — метод высокочастотной сейсмике (ВЧС) [1—3], основанный на регистрации более высокочастотных компонент колебания почвы, чем другие сейсмические методы.

Начиная с 1946 г. по настоящее время, метод ВЧС был испытан в различных сейсмогеологических условиях. Этими работами показано, что метод ВЧС обладает большей разрешающей способностью, чем другие методы сейсморазведки, и позволяет повысить детальность и точность сейсмических исследований.

Физические основы метода ВЧС изложены в работе [2]. Вопросы методики полевых наблюдений, методики интерпретации полевых материалов с использованием динамических особенностей записей, а также некоторые результаты работ в различных районах нашей страны при решении различных сейсмогеологических задач изложены в работах [1—6]. Некоторые вопросы высокочастотной аппаратуры изложены в работах [2—7]. За последние годы в отечественной и иностранной литературе опубликован ряд новых работ [8—12], посвященных вопросам метода ВЧС.

Поскольку отечественная промышленность выпустила до недавнего времени небольшое количество опытных образцов высокочастотных станций (что не может удовлетворить потребности в такой аппаратуре), то главное внимание в работах [8—10] уделяется изменениям в схемах усилителей стандартных сейсмических станций с целью приспособления их для наблюдений по высокочастотной сейсмике.

Эти работы представляют несомненный интерес, так как позволяют широкому кругу сейсморазведчиков произвести опробование высокочастотных фильтров при проведении сейсморазведочных работ.

Как можно судить из иностранной литературы, метод высокочастотной сейсмике, или, как его называют, метод высокой разрешающей способности (high resolution), применяется за границей для решения ряда геологоразведочных задач, в районах, где обычная среднечастотная сейсмика не позволяет этого сделать [11—12].

В настоящей статье изложены требования, которым должна удовлетворять высокочастотная аппаратура. В качестве примеров описываются два типа высокочастотной аппаратуры, которые были разработаны в Институте физики Земли АН СССР и применялись при экспериментальных работах в период с 1948 по 1957 г. Приводятся также полевые материалы по сравнению работы этих станций с обычной среднечастотной аппаратурой в различных сейсмогеологических условиях.

§ 1. ТРЕБОВАНИЯ, КОТОРЫМ ДОЛЖНА ОТВЕЧАТЬ ВЫСОКОЧАСТОТНАЯ АППАРАТУРА

Опыт работ по высокочастотной сейсмике и работы по частотному анализу сейсмических колебаний [13] показывают, что спектр различных волн в большинстве случаев обогащен низкочастотными компонентами с частотами f меньше 70—80 *гц*. Высокочастотные компоненты с частотами f больше 70 *гц*, играющие преимущественно подчиненную роль в спектре волн, быстро затухают с расстоянием, и поэтому на больших расстояниях от пункта взрыва их интенсивность сравнительно невелика. Поэтому для выделения ВЧ-компонент колебаний почвы требуется аппаратура с большой чувствительностью и с большой избирательностью по отношению к высоким частотам. Компенсация недостаточной чувствительности аппаратуры увеличением заряда в большинстве случаев не даст положительных результатов.

Выделению высокочастотных компонент в ряде случаев мешают микросейсмы, вызванные ветром и другими причинами, поэтому высокочастотная аппаратура должна обладать переменной избирательностью, переменной шириной полосы пропускания и переменной преобладающей частотой частотных характеристик. Указанные особенности условий приема высокочастотных колебаний определяют требования, которым должна отвечать высокочастотная аппаратура по сравнению со стандартной среднечастотной аппаратурой, применяющейся в производственной практике.

Опыт работ по ВЧС в различных сейсмогеологических условиях показывает, что высокочастотная аппаратура должна удовлетворять следующим основным требованиям [2].

1. Максимум чувствительности частотных характеристик высокочастотной аппаратуры, предназначенной для сейсморазведочных работ, должен находиться в диапазоне частот от 70 до 200—300 *гц*, в то время

как максимум чувствительности типовой среднечастотной аппаратуры находится в диапазоне частот от 20 до 70 *гц*. Максимум чувствительности частотных характеристик высокочастотной аппаратуры, предназначенной для параметрических измерений скоростей на малых базах, должен находиться в области еще более высоких частот до 500 *гц*.

2. В отличие от стандартной аппаратуры высокочастотная аппаратура должна обладать повышенной фильтрующей способностью. Это достигается увеличением крутизны срезов частотных характеристик в области низких частот. Крутизна левых срезов частотных характеристик высокочастотной аппаратуры должна колебаться в пределах $24 \div 36$ *дб* на октаву. Крутизна срезов частотных характеристик стандартной аппаратуры в большинстве образцов станций не превышает $18 \div 30$ *дб* на октаву.

Граничные частоты левых срезов частотных характеристик высокочастотной аппаратуры должны находиться в диапазоне частот $70 \div 250$ *гц*, тогда как в стандартной аппаратуре граничные частоты находятся в области более низких частот от 20 до 75 *гц*.

3. Высокочастотная сейсмическая аппаратура должна обладать переменной разрешающей способностью и избирательностью. Это достигается использованием в аппаратуре частотных характеристик с переменной шириной полосы пропускания. Относительная ширина полосы пропускания высокочастотной аппаратуры должна колебаться в пределах от 45—50 до 200%.

4. В связи с тем, что в спектре волн, в особенности при большой глубине залегания отражающих и преломляющих границ, интенсивность высокочастотных компонент колебания почвы значительно ниже, чем низкочастотных компонент, чувствительность высокочастотной аппаратуры должна быть значительно выше чувствительности среднечастотной аппаратуры. Коэффициент усиления усилителей высокочастотной станции на различных фильтрациях должен меняться от 100 до 120 *дб*, в то время как коэффициент усиления среднечастотных станций редко превышает 100 *дб*.

5. Для регистрации высокочастотных компонент колебаний почвы желательно использовать сейсмоприемники с более высокой частотой собственных колебаний, чем при работах по среднечастотной сейсмике. Частота собственных колебаний сейсмографов для регистрации высокочастотных компонент колебания должна быть порядка 30 *гц*. С этой же целью необходимо, чтобы частота собственных колебаний гальванометров, при помощи которых осуществляется регистрация высокочастотных компонент колебаний почвы, была не ниже 200 *гц*, а в некоторых случаях и выше (например, когда желательно регистрировать более высокочастотные компоненты).

6. Для повышения точности отсчета времен вступлений и фаз волн необходимо, чтобы скорость движения фотобумаги в высокочастотных станциях была увеличена по сравнению со скоростью движения фотобумаги в среднечастотных станциях. Скорость движения фотобумаги

должна быть переменной и меняться от 0,5 до 2 м/сек. Кроме того, желательно, чтобы маркировка времени в высокочастотной станции производилась через 0,005 сек, в то время как маркировка времени в средне-частотных станциях производится через 0,01 сек.

7. Для того, чтобы наиболее полно можно было использовать при интерпретации динамические особенности записей, необходимо, чтобы чувствительность канала высокочастотной аппаратуры была калиброванной, а ее регулировка была ступенчатой.

Таковы главные требования, которым должна удовлетворять высокочастотная сейсмическая аппаратура. Необходимо отметить, что частотные характеристики, полученные путем указанных в [8—10] изменений, в схемах усилителей стандартных сейсмических станций с целью приспособления их для работ по ВЧС не удовлетворяют всем перечисленным требованиям. Так, эти характеристики обладают недостаточной крутизной левого среза; указанные переделки не предусматривают возможности менять преобладающую частоту и ширину полосы пропускания частотных характеристик. Все это ограничивает возможность использования их для работ по ВЧС. Поэтому предлагаемые в этих работах изменения с целью приспособления стандартной аппаратуры для работ по методу ВЧС следует рассматривать как временную меру до появления серийной высокочастотной аппаратуры.

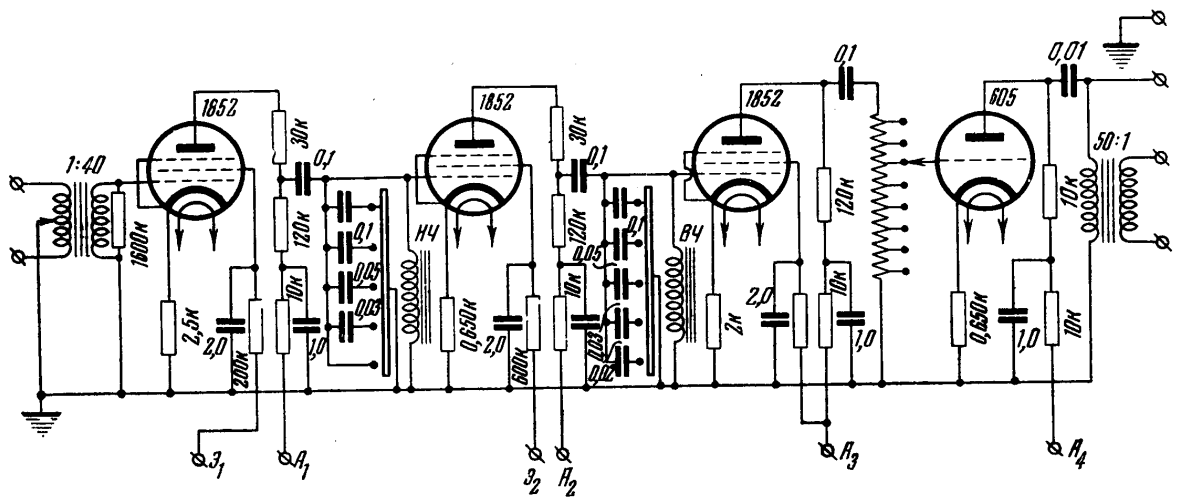
Остановимся на кратком описании двух типов высокочастотных станций — станции ВЧ-22 и СВЧ-24, разработанных и опробованных в Институте физики Земли АН СССР.

§ 2. СТАНЦИЯ ВЧ-22

Станция ВЧ-22 была разработана и построена в 1948 г. Она применялась при работах Института физики Земли АН СССР по высокочастотной сейсмике в период с 1948 по 1953 г. В основном она удовлетворяет сформулированным выше требованиям, предъявляемым к высокочастотной аппаратуре, и позволяет регистрировать сейсмические колебания почвы с частотами от 70 до 200 гц, а в некоторых случаях и выше. Необходимо отметить, что в Институте физики Земли АН СССР за указанный период была разработана аппаратура, позволяющая регистрировать и более высокие частоты, но в настоящей статье она не рассматривается, поскольку она менее важна для разведочной практики.

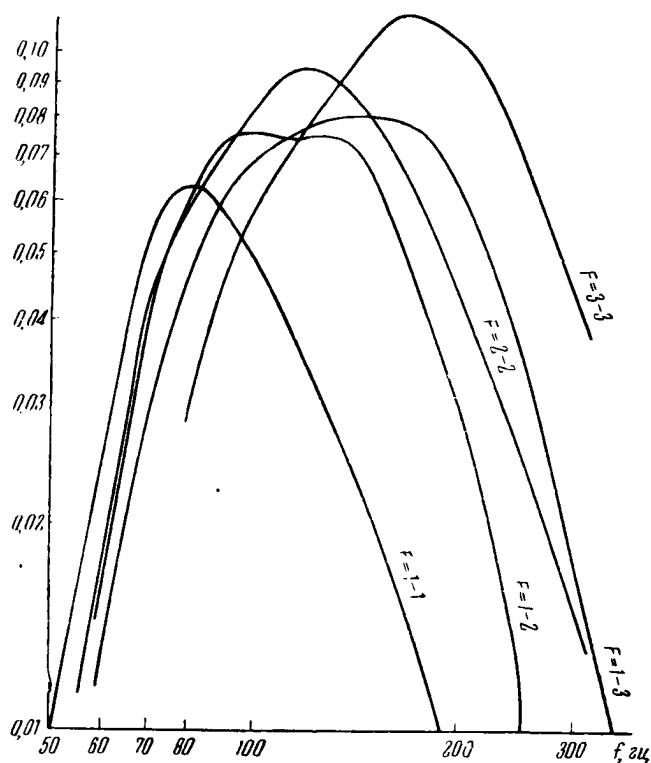
Станция ВЧ-22 состоит из сейсмоприемников, усилителей и осциллографа. Кроме того, она имеет все устройства, необходимые для контроля работы отдельных ее узлов. В отличие от стандартных сейсмических станций в комплекте этой аппаратуры отсутствует смеситель, а также автоматический и полуавтоматический регуляторы амплитуд (АРА и ПАРА).

Сейсмоприемники. В качестве сейсмоприемников на станции ВЧ-22 использовались стабильные электродинамические сейсмографы СЭДС с электромагнитным затуханием, настроенные на собственную частоту 35 гц [14, 15].



Фиг. 1. Принципиальная схема усилитель станции ВЧ-22.

Усилители. Усилители сейсмической станции ВЧ-22 представляют собой четырехкаскадные усилители на сопротивлениях с двумя резонансными фильтрами, первый из которых в цепи сетки второго каскада выполняет роль фильтра нижних частот, а второй в цепи сетки третьего каскада — фильтра верхних частот (фиг. 1). Путем различной расстройки одного контура относительно другого можно получить ряд частотных характеристик (фильтраций). На фиг. 2 приводятся наиболее часто



Фиг. 2. Частотные характеристики усилителя ВЧ-22.

использовавшиеся при работах частотные характеристики усилителей ВЧ-22, а в табл. 1 — их основные параметры: $f_{\text{рез}}$ — частота, на которой чувствительность максимальна, так называемая резонансная частота, $f_{\text{гр}}$ — граничная частота левого среза, $\Delta f/f_{\text{рез}}$ — относительная ширина полосы пропускания, Δf — абсолютная ширина полосы пропускания, k — коэффициент усиления, $S_{\text{д}}$ — крутизна левого среза частотной характеристики в децибелах на октаву.

Как видно из рассмотрения частотных характеристик, приведенных на фиг. 2, и их параметров, приведенных в табл. 1, усилители станции ВЧ-22 позволяют регистрировать волны с частотами в диапазоне от 70 примерно до 200 гц. Крутизна левых срезов частотных характеристик колеблется от 20 до 36 дб на октаву. Крутизна правых срезов колеблется

Таблица 1

Фильтрация	$f_{рез}$, <i>гц</i>	$f_{гр}$, <i>гц</i>	$\frac{\Delta f}{f_{рез}}$	k , <i>дб</i>	S_d
1 — 1	80	67	45	103	36
1 — 2	115	75	80	106	30
1 — 3	150	86	100	112	24
2 — 2	118	87	60	115	24
3 — 3	160	122	70	120	20

в пределах 15—18 *дб* на октаву. Граничные частоты срезов находятся в диапазоне частот от 67 до 122 *гц*.

Относительная ширина полосы пропускания изменяется от 45 до 100%. Коэффициент усиления усилителя колеблется от 103 до 120 *дб*.

Осциллограф. Для регистрации сейсмических колебаний в станции ВЧ-22 используется осциллограф типа «Геофизика» [16], причем для повышения точности отсчета времени вступлений волн, маркировка времени производится через 0,005 *сек*, а скорость движения фотобумаги в зависимости от регистрируемых частот изменяется от 0,6 до 1,5 *м/сек*. Скорость движения бумаги меняется путем изменения напряжения на моторе лентопротяжного механизма от 12 до 24 *в*, собственная частота используемых гальванометров 200 *гц*; в некоторых случаях использовались и более низкочастотные гальванометры с частотой собственных колебаний в 130 *гц*.

§ 3. СЕЙСМИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ СВЧ-24

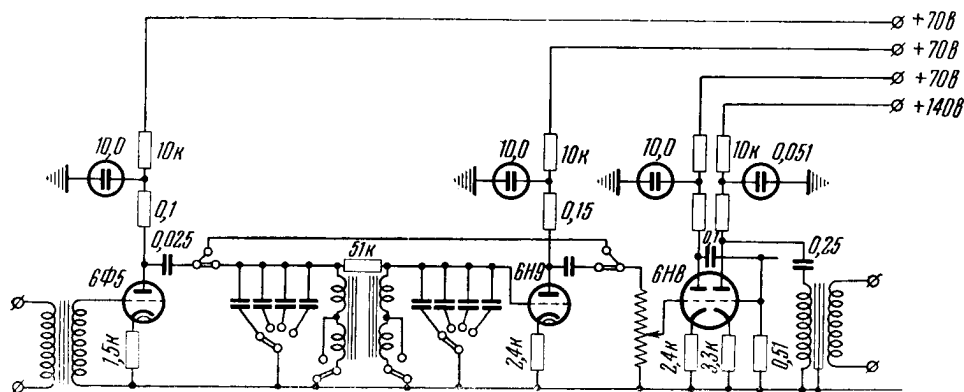
Станция СВЧ-24 от станции ВЧ-22 отличается тем, что является универсальной станцией: своими частотными характеристиками она перекрывает диапазон частот от 30 до 200 *гц*, т. е. является одновременно и высокочастотной и среднечастотной. Станция обладает более высокой фильтрующей способностью, чем станция ВЧ-22: крутизна левых срезов частотных характеристик усилителя станции СВЧ-24 колеблется в пределах от 30 до 40 *дб* на октаву, в то время как у станции ВЧ-22 она колеблется в пределах 20—36 *дб* на октаву.

Аппаратура станции СВЧ-24 обладает большими возможностями для изменения избирательности и разрешающей способности, чем аппаратура станции ВЧ-22. Это объясняется тем, что в станции СВЧ-24 ширина полосы пропускания может изменяться в более широких пределах, чем в станции ВЧ-24. Кроме того, аппаратура станции СВЧ-24 обладает более высокой идентичностью и стабильностью параметров во времени, чем аппаратура станции ВЧ-22. В комплект аппаратуры станции СВЧ-24 входят все узлы стандартных станций, кроме АРА и ПАРА. В отличие от станции ВЧ-22 она имеет смеситель, собранный по стандартной схеме [16], с коэффициентом смещения, равным 15, 25 и 40%.

Остановимся на описании отличительных особенностей отдельных узлов аппаратуры станции СВЧ-24.

Сейсмоприемники. В качестве сейсмоприемников на станции СВЧ-24 использовались сейсмографы СЭДС и СПМ-16 [14, 15] с частотой собственных колебаний порядка 30 гц.

Усилители. Усилители станции СВЧ-24 (фиг. 3), как и усилители станции ВЧ-22, представляют собой четырехкаскадные реостатные усилители с раздельным покаскадным питанием. В отличие от усилителей станции ВЧ-22, где используются высокочастотные пентоды 1852 (6Ж4), обладающие сравнительно большим разбросом параметров и микрофон-



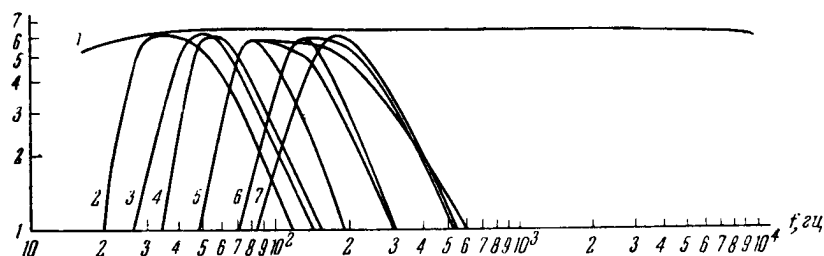
Фиг. 3. Принципиальная схема усилителя станции СВЧ-24.

ным эффектом, в усилителях станции СВЧ-24 используются более стабильные лампы: в первом каскаде — 6Ф5, во втором 6Н9, в третьем и четвертом каскадах — лампа 6Н8.

Коэффициент усиления усилителей станции СВЧ-24 ниже коэффициента усиления усилителей станции ВЧ-22 на 6—12дб; как и в усилителях станции ВЧ-22, регулировка чувствительности в усилителях СВЧ-24 ступенчатая, калиброванная и осуществляется посредством ступенчатого переключателя на 10 положений, вместо переключателя на 5 положений в усилителях ВЧ-22. Калибровка чувствительности усилителей и каналов в целом осуществляется по способу и методике, описаным в [17].

Для осуществления фильтрации в усилителях СВЧ-24, как и в усилителях ВЧ-22, используются два резонансных контура, с тем, однако, существенным отличием, что в усилителях СВЧ-24 они оба включены в цепь сетки второго каскада и связаны между собой сопротивлением в 51 ком, в то время как в усилителях ВЧ-22 контуры включены раздельно в цепи сетки второго и третьего каскадов. Кроме того, в усилителях станции СВЧ-24 используются секционированные дроссели, а в усилителях станции ВЧ-22 — одиночные.

Спаренное включение контуров в станции СВЧ-24 и секционированные дроссели обеспечивают большой набор частотных характеристик с переменной шириной полосы пропускания в диапазоне средних и высоких частот. Изменение ширины полосы пропускания в усилителях СВЧ-24 обеспечивается за счет относительной расстройки контуров, входящих в фильтрующую ячейку. Спаренное включение контуров значительно повышает стабильность амплитудно-фазовых характеристик; кроме того, существенно упрощается процесс фазирования усилителей, что имеет большое значение при периодических проверках и настройках аппаратуры в полевых условиях.



Фиг. 4. Частотные характеристики усилителей станции СВЧ-24.

Фильтрации: 1 — широкополосная; 2 — 1—1 (СЧ) — 1,0; 3 — 1—1 (ВЧ) — 0,5; 4 — 2—2 (СЧ) — 1,0; 5 — 2—2 (ВЧ) — 0,5; 6 — 3—3 (ВЧ) — 0,5; 7 — 4—4 (ВЧ) — 0,5.

Частотные характеристики усилителей СВЧ-24. В усилителях СВЧ-24 предусмотрены четыре степени фильтрации в области средних и высоких частот, различающиеся между собой граничными и резонансными частотами. В отличие от усилителей станции ВЧ-22 в усилителях станции СВЧ-24 имеется широкополосная частотная характеристика с полосой пропускания от 15 до более 1000 гц.

Ширина полосы пропускания на различных фильтрациях, как указывалось выше, регулируется степенью расстройки контуров. На каждой фильтрации имеется четыре степени расстройки и соответственно четыре различных ступени для изменения ширины полосы пропускания. Существенно отметить, что с увеличением ширины полосы пропускания изменяется лишь частота правого среза, максимум частотной характеристики незначительно перемещается в область более высоких частот, а частота левого среза характеристики почти остается неизменной, в то время как в усилителях ВЧ-22 изменение ширины полосы пропускания влечет за собой значительное смещение резонансной частоты.

На фиг. 4 приводятся основные высокочастотные характеристики усилителей СВЧ-24, а в табл. 2 их параметры.

Как видно из рассмотрения фиг. 4 и табл. 2, высокочастотные характеристики усилителей перекрывают диапазон частот от 80 до 200 гц, т. е. такой же, как и диапазон усилителей станции ВЧ-22; ширина полосы пропускания может изменяться от 35 до 170%. Крутизна левых

Таблица 2

Фильтрации	$f_{рез}, гц$	$f_{гр}, гц$	$\frac{\Delta f}{f_{рез}}$	$k, дб$	$S_{\cdot 1}$
1 — 2	95	84	60	100	36,0
1 — 4	80—200	75	170	102	36,0
2 — 2	112	100	35	103	39,0
3 — 3	150	130	45	105	30
4 — 4	190	150	40	108	30

срезов меняется в пределах 30—39 дб на октаву. Крутизна правых срезов характеристик меняется в пределах 15—21 дб на октаву.

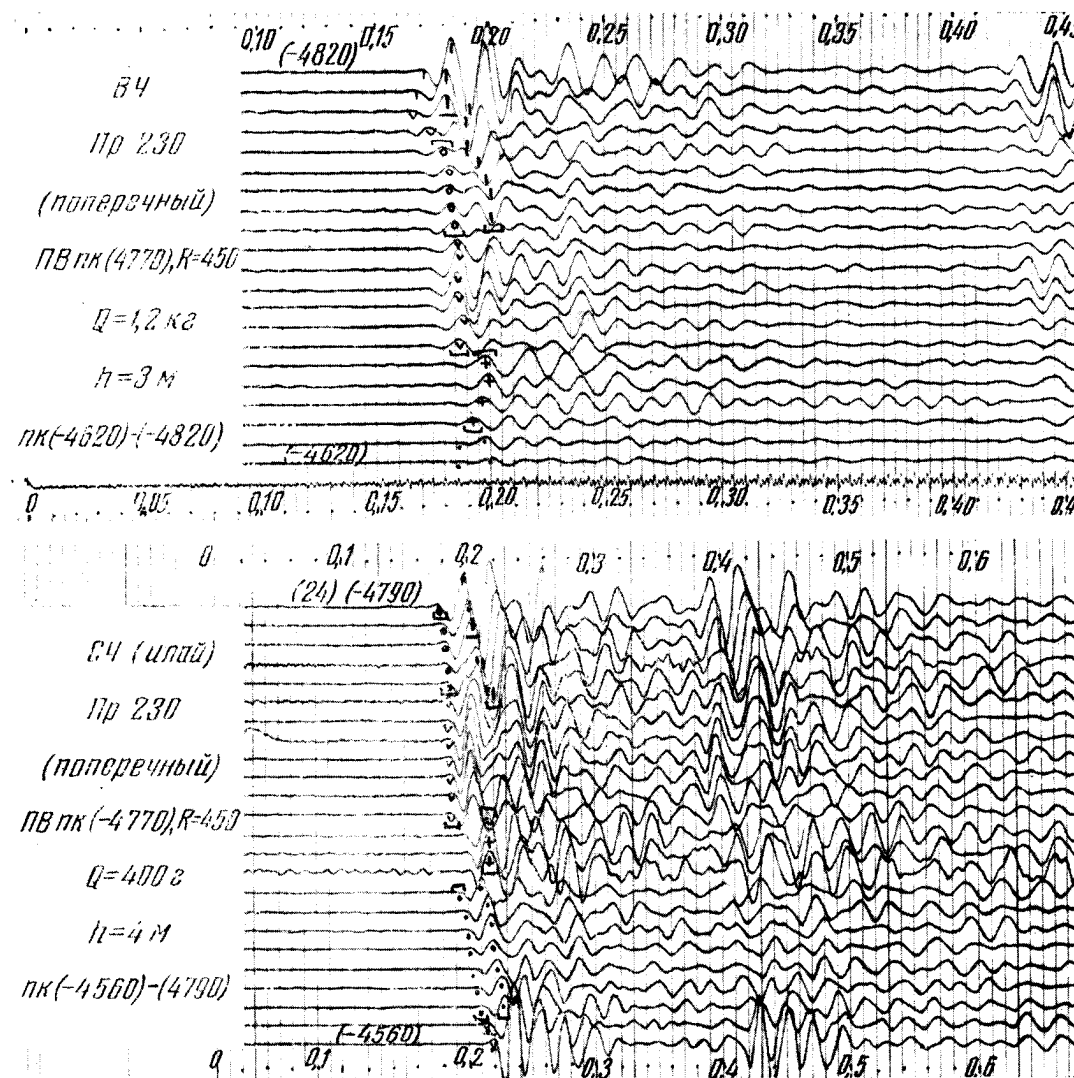
Осциллограф. Как и на станции ВЧ-22, на станции СВЧ-24 используется осциллограф типа «Геофизика» с гальванометрами, настроенными на частоту собственных колебаний в 200 гц. В некоторых случаях использовались гальванометры с частотой собственных колебаний в 130 гц. Для повышения точности отсчета времени, маркировка времени производится через 0,005 сек, а регистрация сейсмических колебаний производится при скорости движения ленты в 0,6—0,8 м/сек. Путем изменения напряжения мотора лентопротяженного механизма она может быть доведена до 1,5 м/сек.

§ 4. СРАВНЕНИЕ ФИЛЬТРУЮЩЕЙ И РАЗРЕШАЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ СТАНЦИЙ ВЧ-22 И СВЧ-24 И СРЕДНЕЧАСТОТНЫХ СЕЙСМИЧЕСКИХ СТАНЦИЙ ТИПА ЭХО-1, «ИЛИАЙ» И «ГЕОФИЗИКА»

Как указывалось выше, в период с 1946 по 1957 г. методом ВЧС были проведены большие работы в различных районах нашей страны. Работы велись по высокочастотным модификациям КМПВ и МОВ.

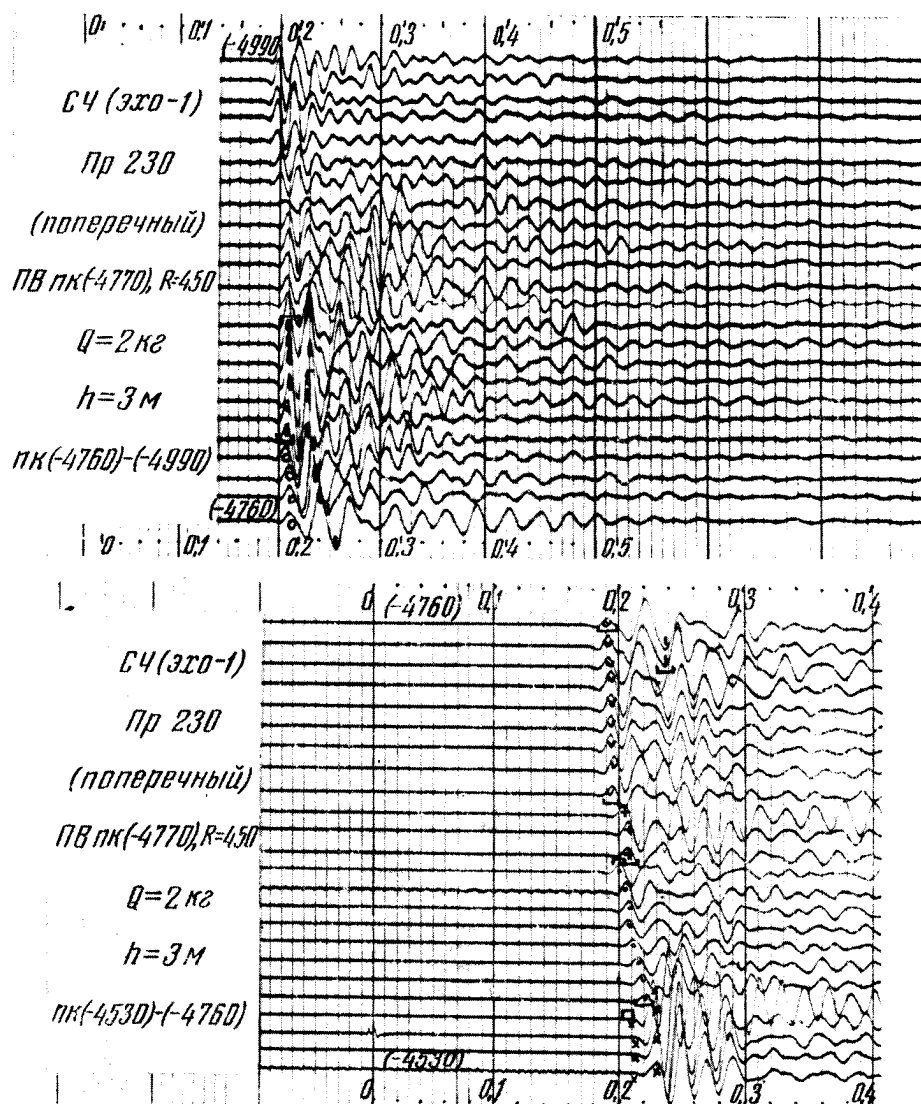
Подробное описание проведенных работ можно найти в отчетах по этим работам, хранящихся в фондах Института физики Земли АН СССР, а также в ряде статей [2, 4—6, 18, 19]. Ниже будут приведены некоторые иллюстрации, характеризующие работу описанной высокочастотной аппаратуры.

КМПВ. С 1947 по 1952 г. были проведены работы по методу ВЧС в районах, где геологическое строение характеризуется вертикальной слоистостью пород. Целью работ являлось оконтуривание, трассирование и детальное расчленение зон с вертикальными контактами. Выделение и трассирование таких зон проводилось путем корреляции от профиля к профилю динамических особенностей сейсмических волн, обусловленных вертикально-слоистым строением среды [2—5]. При такой методике проведения работ решающее значение приобретали разрешающая и фильтрующая способность регистрирующей сейсмической аппаратуры. При работах использовались высокочастотная сейсмическая станция



Фиг. 5. Примеры сейсмограмм, полученные при помощи сейсмических станций ВЧ-22, ЭХО-1
Сравнение сейсмограмм показывает более высокую разрешающую

ВЧ-22 и среднечастотные стандартные станции ЭХО-1 [20, 24] и «Илай» [24]. Работы велись при наблюдениях на поперечных и продольных профилях с расстоянием между сейсмоприемниками в 10 м [2—5]. Для сравнения разрешающей и фильтрующей способности сейсмической станции ВЧ-22 с разрешающей и фильтрующей способностью среднечастотных сейсмических станций ЭХО-1 и «Илай» на фиг. 5 и 6 приводятся примеры сейсмограмм, полученных этими станциями на одной и той же установке сейсмографов и при одном и том же пункте



и СЧ (Илай), на одной и той же установке и из одного и того же пункта взрыва способность станции ВЧ-22 по сравнению со станциями ЭХО-1 и СЧ (Илай).

взрыва. Сейсмограммы на фиг. 5 получены при следующих условиях: на станции ВЧ-22 использовалась фильтрация 1—1, имеющая максимум частотной характеристики на частоте в 80 гц, на станции ЭХО-1 фильтрация 1—4, имеющая максимум на частоте 80 гц, а на станции «Илай» нулевая фильтрация, имеющая максимум на частоте в 90 гц.

Сейсмограммы на фиг. 6 получены: на станции ВЧ-22 на фильтрации 1—3, имеющей максимум частотной характеристики на частоте 150 гц, а на станции «Илай» — на нулевой фильтрации, имеющей максимум на частоте 90 гц. Как видно из сравнения сейсмограмм на фиг. 5, при помощи

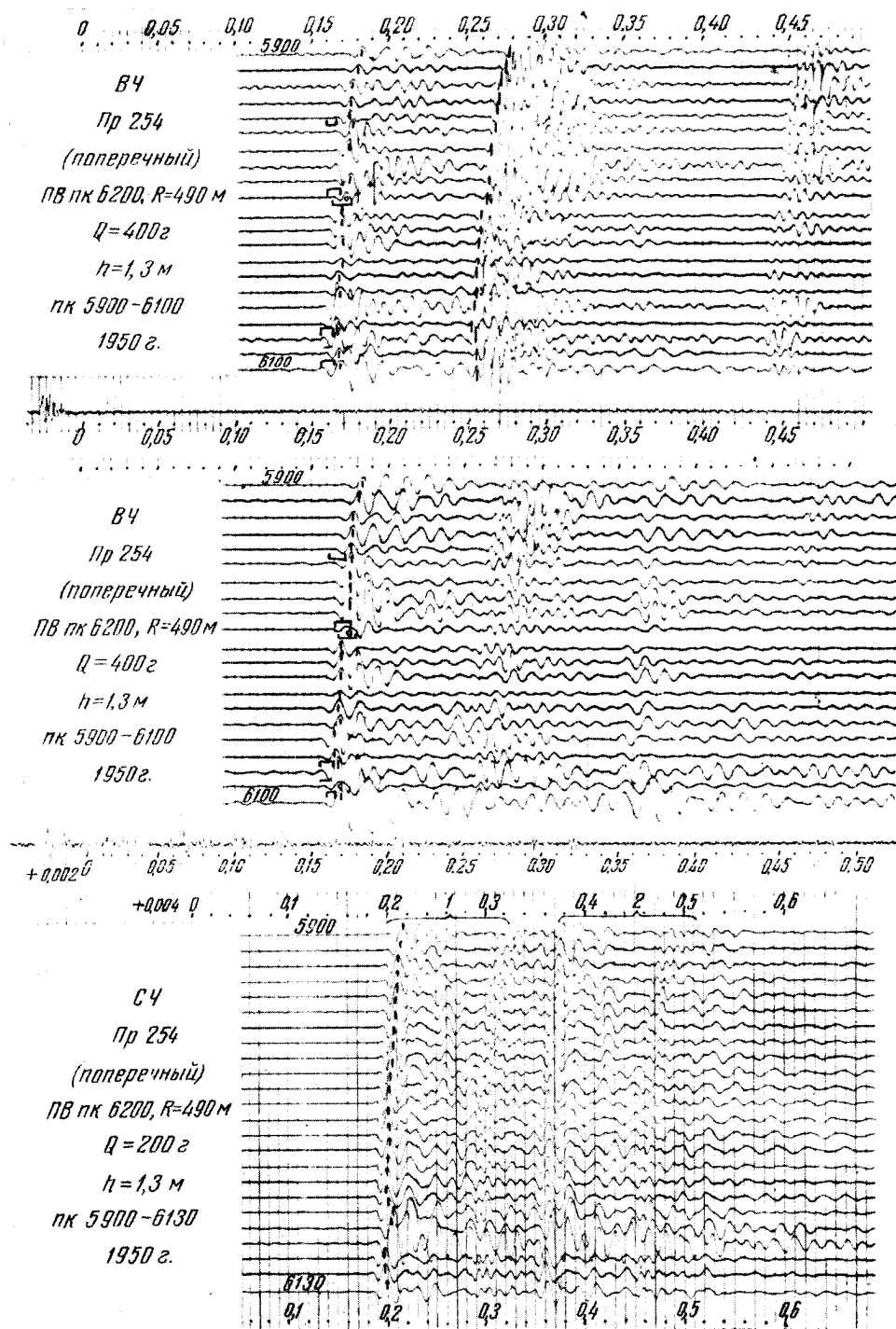
аппаратуры сейсмической станции ВЧ-22 удается регистрировать более высокочастотные компоненты колебания почвы до 100 гц на пк (—4790)— (—4740) вместо 50 гц на станциях ЭХО-1 и «Илай», хотя максимум частотных характеристик, при которых производилась регистрация на станциях ЭХО-1 и «Илай», находится либо на той же частоте (ЭХО-1), либо в области более высоких частот («Илай»), чем максимум частотной характеристики ВЧ-22. Это объясняется тем, что крутизна левого среза частотных характеристик сейсмической станции ВЧ-22 больше, чем у частотных характеристик названных станций. То же можно видеть из рассмотрения сейсмограмм на фиг. 6 (см. пк 5990—6090).

Разрешенность записей, полученных станцией ВЧ-22, выше, чем разрешенность записей, полученных при помощи аппаратуры среднечастотных станций. Благодаря этому на сейсмограммах, полученных при помощи станции ВЧ-22, удается отметить даже слабые изменения динамических особенностей волн, которые на записях других станций выражены недостаточно четко. Это видно из сравнения сейсмограмм на фиг. 5 (пк 4790—4730) и сейсмограмм на фиг. 6 (пк 5990—6090).

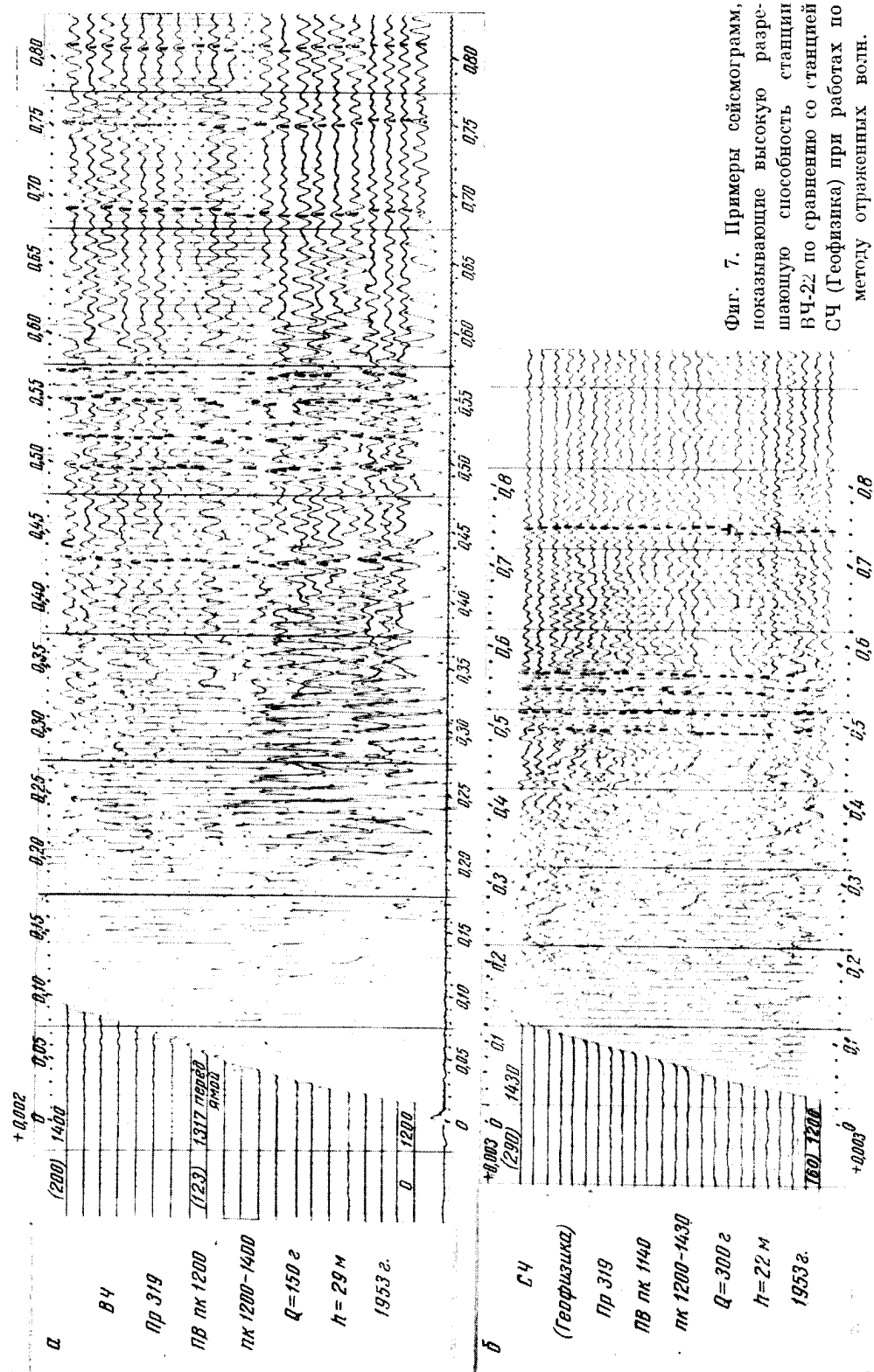
МОВ. При помощи аппаратуры станций ВЧ-22 и СВЧ-24 в период с 1954 по 1957 г. были проведены работы по методу отраженных волн в различных районах Русской платформы с целью разработки методики поисков и разведки пологих структур и в районах Причерноморской впадины с целью изучения природы многократных отраженных волн и разработки мер борьбы с ними.

В результате работ на Русской платформе [6] была установлена целесообразность применения высокочастотной аппаратуры для регистрации высокочастотных компонент отраженных волн, соответствующих границам раздела, залегающим на глубинах $H=1,5\div 2,0$ км. Было установлено, что при регистрации высокочастотных компонент волн существенно повышается разрешенность записей, в большей степени подавляются низкочастотные нерегулярные и регулярные волны-помехи, чем при регистрации волн стандартной среднечастотной сейсмической аппаратурой.

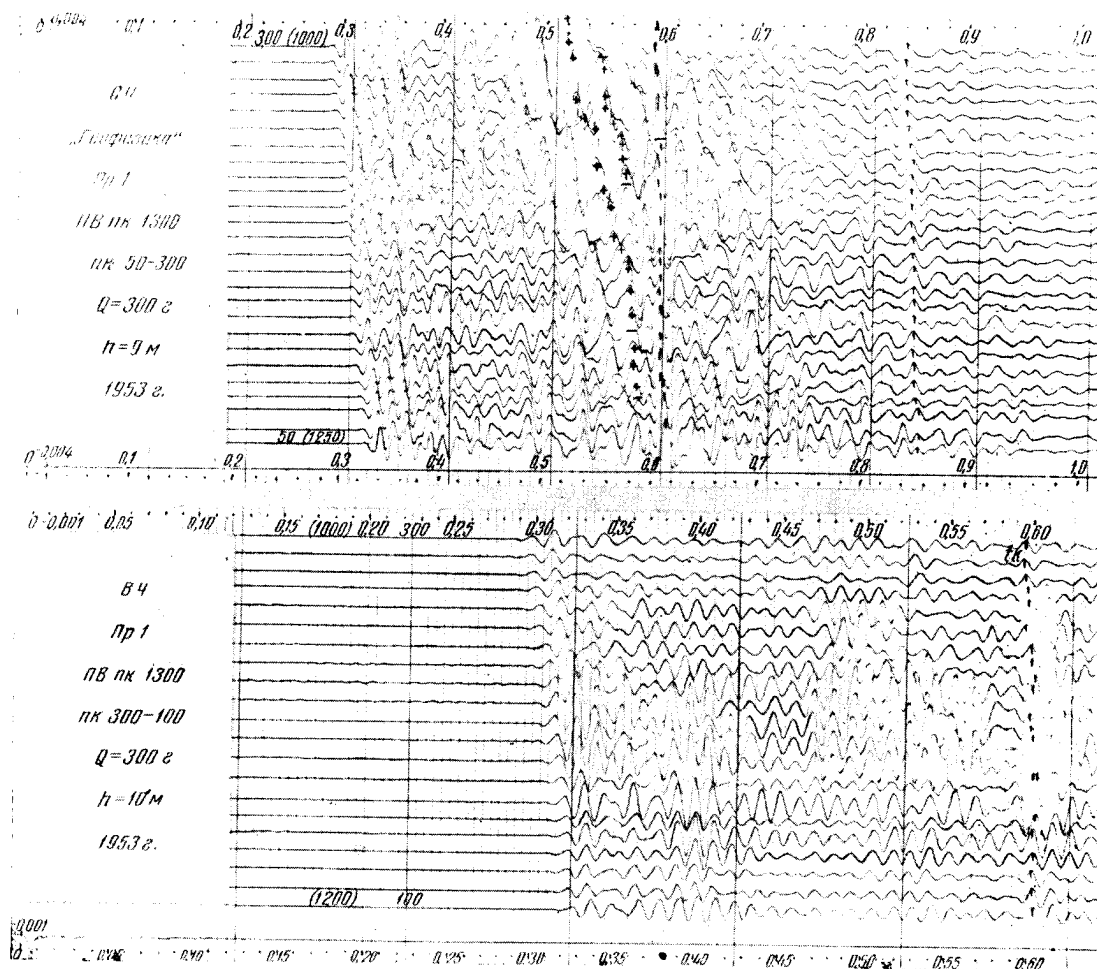
Для иллюстрации улучшения разрешенности записей при использовании высокочастотной аппаратуры для регистрации отраженных волн, по сравнению с записями, полученными при помощи стандартной среднечастотной аппаратуры на фиг. 7, приводятся сейсмограммы, полученные при помощи станции ВЧ-22 и «Геофизика» на одной и той же установке сейсμοприемников и из одного и того же пункта взрыва. На станции ВЧ-22 использовалась фильтрация 1—2 (максимум частотной характеристики на 115 гц), а на станции «Геофизика» нулевая фильтрация, имеющая максимум частотной характеристики на частоте 90 гц. Как видно из рассмотрения этих сейсмограмм, на записях ВЧ разрешены и четко выделяются волны, следующие друг за другом с интервалом времени в 0,02—0,03 сек (фиг. 7,а); на записях же СЧ столь быстро следующие друг за другом волны не разрешаются, и они регистрируются как сплошное интерференционное колебание (фиг. 7,б).



Фиг. 6. Примеры сейсмограмм, полученных на двух фильтрациях станции ВЧ-22 и на станции — СЧ (Илай). Сейсмограммы иллюстрируют повышенную фильтрующую способность станции ВЧ-22.



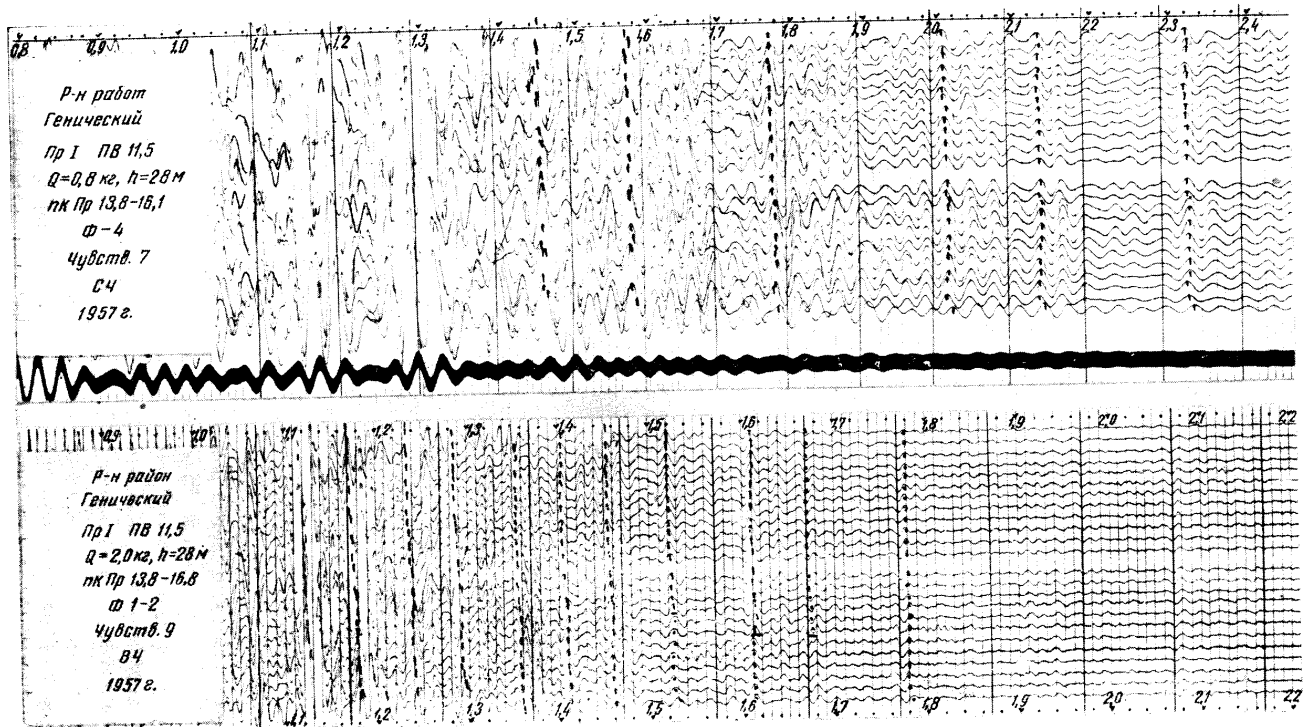
Фиг. 7. Примеры сейсмограмм, показывающие высокую разрешающую способность станции ВЧ-22 по сравнению со станцией СЧ (Геофизика) при работах по методу отраженных волн.



Фиг. 8. Примеры сейсмограмм, иллюстрирующие способность высокочастотной аппаратуры подавлять низкочастотные волны-помехи.

Для иллюстрации способности высокочастотной аппаратуры подавлять регулярные волны-помехи на фиг. 8 и 9 приводятся соответствующие сейсмограммы.

На фиг. 8 приводятся сейсмограммы, полученные станциями ВЧ-22 и «Геофизика» на одной и той же установке сейсмоприемников и из одного и того же пункта взрыва. Условия настройки аппаратуры такие же как и на предыдущей иллюстрации. Как видно из рассмотрения этой фигуры, в интервале времени 0,45—0,6 сек на записях станции «Геофизика» регистрируется низкочастотная волна-помеха, интерферирующая с отраженной полезной волной на времени около 0,6 сек. Подробный анализ материалов показал, что волна-помеха представляет собой обменную преломленную волну, распространяющуюся вдоль границы как поперечная волна [18]. Из-за этой интерференции затруднена корреляция отраженной волны



Фиг. 9. Примеры сейсмограмм, иллюстрирующие способность высокочастотной аппаратуры подавлять многократные отраженные волны.

(фиг. 8,а). На сейсмограмме станции ВЧ-22 волна-помеха почти полностью подавлена, а отраженная волна зарегистрирована практически в чистом виде.

На фиг. 9 приводятся примеры сейсмограмм, полученных на одной и той же установке и из одного и того же пункта взрыва станциями «Геофизика» и СВЧ-24 при работах в Причерноморской впадине с целью изучения природы многократных волн. На станции «Геофизика» использовалась фильтрация Ф-4, имеющая максимум частотной характеристики на частоте в 55 гц, а на станции СВЧ-24 фильтрация Ф 1—2, имеющая максимум частотной характеристики на частоте в 110 гц. Анализ материалов, полученных в этом районе [19], показал, что все волны, зарегистрированные на станции «Геофизика» на временах больших чем 1,15 и 1,27 сек, являются волнами многократными. В то же время на станции СВЧ-24 на соответствующих временах регистрируются, как правило, только однократные отраженные волны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведены требования, которым должна отвечать высокочастотная аппаратура. Дано краткое описание двух типов высокочастотных станций. Работа этих станций проиллюстрирована сейсмограммами, полученными в различных сейсмогеологических условиях при работах по высокочастотным модификациям корреляционного метода преломленных волн и метода отраженных волн. Анализ сейсмограмм и сравнение их с соответствующими сейсмограммами, полученными на среднечастотной аппаратуре, показывает, что высокочастотная аппаратура обладает большей разрешающей и фильтрующей способностью. Опыт работ по ВЧС показывает, что благодаря этому в ряде случаев при помощи такой аппаратуры удастся выделить большее число полезных волн, более эффективно подавить разнообразные регулярные и нерегулярные волны-помехи, чем при наблюдениях со среднечастотными станциями, и тем самым повысить точность и детальность работ.

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. А. Гамбургцев, И. С. Берзон. Высокочастотная сейсмика. Докл. АН СССР, 1955, 191, № 5.
2. И. С. Берзон. Высокочастотная сейсмика. М., Изд-во АН СССР, 1957.
3. И. С. Берзон. Развитие методов сейсмической разведки в Советском Союзе. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 11.
4. И. С. Берзон. Трассирование вертикальных границ раздела по динамическим особенностям сейсмических преломленных волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 11.
5. С. П. Стародубровская. Опыт трассирования погребенных нарушенных зон по динамическим характеристикам преломленных волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 5.
6. И. С. Берзон, Г. Н. Парийская, С. П. Стародубровская. О регистрации высокочастотных волн на Русской платформе. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 6.

7. Н. Е. Федосеевко. Переносная высокочастотная станция для параметрических измерений. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 7.
8. И. И. Гурвич, В. П. Номоконов, П. Н. Розонов. Высокочастотный усилитель для сейсморазведки на базе усилителя станции Эхо-1. Разведка и охрана недр, 1954, № 2.
9. В. П. Номоконов, П. Г. Гильберштейн, В. Ф. Умнов. Усилители станции СС-26-51-Д для высокочастотной сейсморазведки. Развед. и промысл. геофиз., вып. 15, Гостоптехиздат, 1956.
10. А. И. Слущковский. Изменения схемы усилителей сейсмической станции СС-26-51-Д для получения высокочастотных фильтраций. Развед. и промысл. геофиз., вып. 15, Гостоптехиздат, 1956.
11. D. I. German-Jones. Post-war developments in the geophysical instrumentation for oil prospecting. J. Scient. Instr., v. 34, N 1, 1957.
12. R. W. Olson. High. resolution reflection seismograph. Oil and Gas J., v. 53, N 36, 1955.
13. Л. Л. Худзинский, А. Я. Меламуд. Станция частотного анализа сейсмических колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 9.
14. И. П. Пасечник, Н. Е. Федосеевко, О. И. Ковалев. Стабильный электродинамический сейсмоприемник. Тр. Геофиз. ин-та, № 9а, 1953.
15. А. И. Слущковский. Электродинамические сейсмографы. Развед. и промысл. геофиз., вып. 13, Гостоптехиздат, 1956.
16. В. С. Воюцкий, А. А. Дроздов. Серийная сейсмическая станция СС-26-51-Д. Гостоптехиздат, 1955.
17. А. Я. Меламуд. О контроле чувствительности сейсмической аппаратуры. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1953, № 1.
18. И. С. Берзон, Л. И. Ратникова. О природе некоторых волн, мешающих выделению отраженных волн на Русской платформе. Изв. АН СССР, 1957, № 6.
19. А. М. Епинатьева, Л. И. Иванова. Применение высокочастотных фильтраций для подавления многократных отраженных волн. В печати.
20. И. И. Гурвич. Сейсморазведка. Госгеолтехиздат, 1954.
21. Л. В. Сорокин, В. О. Урысон, Л. А. Рябинкин, В. А. Долицкий. Курс геофизических методов разведки нефтяных месторождений. Гостоптехиздат, 1950.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1959 г. ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИКИ ЗЕМЛИ № 6 (173)

*О. Г. Сорожин***МНОГОКАНАЛЬНЫЙ ИМПУЛЬСНЫЙ УЛЬТРАЗВУКОВОЙ
СЕЙСМОСКОП**

Описывается устройство и принцип действия восьмиканального импульсного ультразвукового сейсмоскопа, позволяющего осуществлять сейсмоакустические наблюдения одновременно в восьми точках исследуемой среды. Прибор может быть использован при моделировании сейсмических процессов и ультразвуковом сейсмокаротаже, а также в других областях ультразвуковой сейсмологии. Приводятся некоторые осциллограммы, характеризующие работу прибора.

Импульсные ультразвуковые методы в последние годы получили широкое применение при моделировании сейсмических процессов [1, 2] и при изучении физико-механических свойств горных пород, как на образцах [3, 4], так и в их естественном залегании [3, 5, 6].

Создано несколько конструкций импульсных ультразвуковых сейсмоскопов-приборов, позволяющих изучать волновые процессы, возникающие в среде при возбуждении в ней импульсным способом упругих колебаний ультразвукового диапазона частот (десятки и первые сотни килогерц) [6, 7].

Однако существующие в настоящее время сейсмоскопы позволяют наблюдать в каждый данный момент волновые процессы только в одной точке исследуемой среды. Поэтому, после окончания цикла наблюдений в этой точке необходимо производить перестановку приемных или излучающих элементов в новое положение и снова повторять наблюдения. Такая методика наблюдений, хотя и удовлетворяет требованиям проведения некоторых экспериментов (например, сейсмического моделирования), все же создает ряд неудобств, главным из которых является невозможность одновременного наблюдения волновой картины в нескольких точках.

Кроме того, существуют такого рода эксперименты, в которых трудно осуществима или вовсе неприменима методика последовательной перестановки приемников по отношению к излучателю (ультразвуковой каротаж скважин, испытание образцов при одновременной их деформации и т. д.).

В связи с этим, в отделе сейсмических методов разведки Института физики Земли АН СССР в 1957 г. разработан и испытан в лабораторных условиях многоканальный импульсный сейсмокоп, позволяющий производить наблюдение волновых процессов одновременно в восьми точках изучаемой среды. Прибор может применяться как для изучения волновых процессов на моделях, так и при ультразвуковом сейсмокаротаже. В настоящей статье описывается устройство и принцип действия восьмиканального сейсмокопа; вопросы методики работы с прибором при решении различных задач будут освещены в последующих статьях.

§ 1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

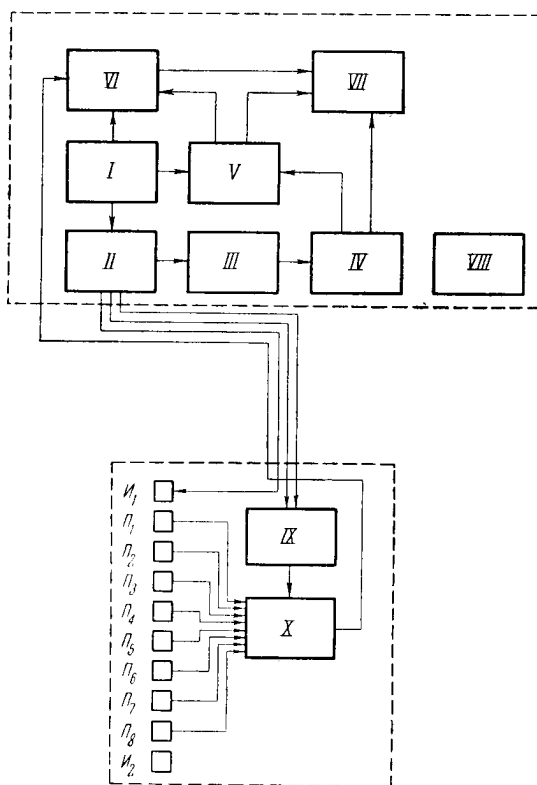
Основным отличием описываемого сейсмокопа от приборов этого типа [6, 7] является наличие в нем схемы коммутации, которая осуществляет поочередное включение каналов на вход общего усилителя и синхронное с этим смещение

луча в электронно-лучевой трубке осциллографа. Благодаря этому удается осуществить наблюдения в нескольких точках исследуемой среды.

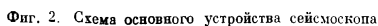
В данном приборе применена коммутация, при которой частота переключения каналов значительно ниже частоты исследуемых колебаний. Каждое переключение позволяет наблюдать процессы только в одной точке. При достаточно высокой частоте переключений на экране трубки удается наблюдать «стоячее» изображение волнового процесса в нескольких точках, число которых соответствует числу коммутаций.

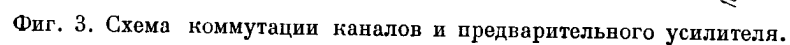
В остальном принцип действия сейсмокопа сходен с принципом работы аналоговых приборов.

Блок-схема. Сейсмокоп состоит из двух частей — основного устройства и приставки (фиг. 1). В основное устройство входят:



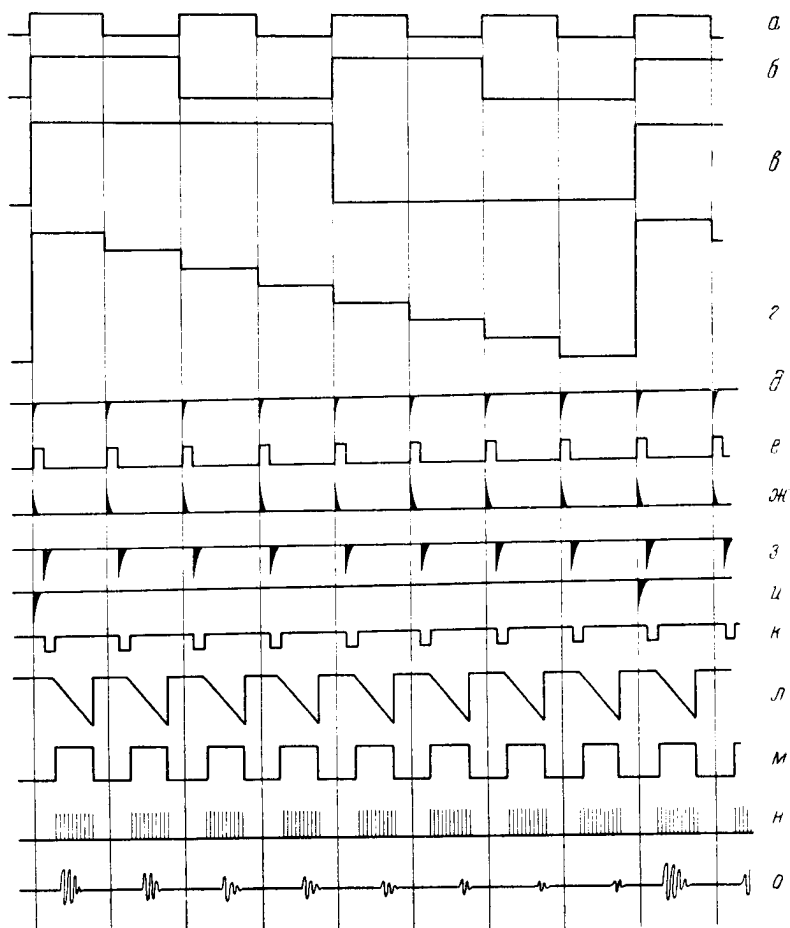
Фиг. 1. Блок-схема восьмиканального сейсмокопа.





I. Задающий генератор со схемой коммутации луча, служащий для управления работой всех узлов сейсмоскопа и осуществляющий коммутации луча.

II. Генераторы импульсов, предназначенные для возбуждения излучателей, управления работой и синхронизации схемы коммутации каналов, а также для запуска схемы задержки.



Фиг. 4. Диаграммы напряжений в различных схемах и узлах основного устройства сейсмоскопа.

III. Схема задержки, обеспечивающая временную задержку ждущей развертки сейсмоскопа.

IV. Схема ждущей развертки, служащая для горизонтальной развертки луча и запуска генератора марок времени.

V. Генератор марок времени, необходимый для нанесения временного масштаба.

VI. Основной усилитель, обеспечивающий усиление сигналов и смещение луча, необходимое при коммутации.

VII. Блок электронно-лучевой трубки, обеспечивающий возможность визуального наблюдения изучаемых процессов.

VIII. Блок питания, служащий для питания всех узлов схемы.

Во вторую часть, смонтированную в виде специальной приставки, входят:

$I_1 - I_2$ — излучатели, служащие для преобразования электрических импульсов в механические колебания ультразвуковых частот.

$II_1 - II_8$ — приемники, преобразующие механические колебания в электрические.

IX. Схема коммутации каналов, осуществляющая поочередное переключение приемников на вход предварительного усилителя.

X. Предварительный усилитель, обеспечивающий необходимый уровень усиления принятых сигналов.

Основное устройство и приставка связаны между собой трехжильным коаксиальным кабелем с тремя несущими тросами.

Принципиальная схема сейсмокопа представлена на фиг. 2 и 3.

§ 2. ОСНОВНОЕ УСТРОЙСТВО

Основное устройство (фиг. 2) предназначено для возбуждения колебаний, коммутации луча и наблюдения исследуемых процессов. Остановимся на рассмотрении его узлов, перечисленных в § 1.

Задающий генератор (I). Задающим генератором является симметричный мультивибратор¹, собранный на двойном триоде 6НЗП (L_5). Частота колебаний, генерируемых мультивибратором, может меняться от 25 до 100 гц путем изменения потенциала сеток ламп при помощи потенциометра R_{41} . Форма генерируемых колебаний представлена на фиг. 4,а.

Задающий мультивибратор через дифференцирующую ячейку $C_{20}R_{45}$ и полупроводниковые диоды ДГЦ-27 (D_3 и D_4) связан с релаксационным реле, собранным на лампе 6НЗП (L_6). Схема этого реле имеет два устойчивых состояния и переводится из одного в другое импульсами, поступающими через цепочку $C_{20}R_{45}$.

На выходе реле возникают вынужденные колебания прямоугольной формы с частотой вдвое более низкой, чем основная частота (фиг. 4,б). Таким образом в данной схеме релаксационное реле работает как делитель частоты.

Первое релаксационное реле через дифференцирующую ячейку $C_{26}R_{52}$ и полупроводниковые диоды D_5 и D_6 соединено со второй аналогичной схемой на лампе L_7 , работающей также в режиме делителя частоты. Последовательное соединение мультивибратора с двумя делителями частоты позволяет получить три связанных друг с другом колебательных

¹ Подробные сведения о теории и работе мультивибраторов и других специальных схем, примененных в описываемом сейсмокопе, можно найти, например, в [8, 9] и других работах.

процесса разрывного типа с периодами колебаний, находящимися в соотношении $1 : 2 : 4$ (фиг. 4, а, б, в). Каждый такой процесс в отдельности создает два уровня по напряжению: U_{\min} и U_{\max} . Если сложить n аналогичных процессов с соответственно разными амплитудами и периодами, находящимися в соотношении $1 : 2 : 4 : \dots$, то на выходе сумматора можно получить 2^n таких уровней. Очевидно, при суммировании трех процессов, на выходе системы мы получим восемь уровней.

В описываемом сейсмоскопе колебания с мультивибратора и двух делителей частоты, соответственно через потенциометры R_{42} , R_{51} и R_{53} , служащие для регулировки амплитуды складываемых колебаний и смещения уровней, непосредственно подаются на три отдельные входа сумматора (смесителя), собранного по дифференциальной схеме с общей катодной нагрузкой R_{62} на лампе L_8 и левой половине лампы L_9 . Суммарный сигнал, вид которого показан на фиг. 4, з, снимается с потенциометра R_{62} и непосредственно подается на выходной каскад усилителя сейсмоскопа, обеспечивая тем самым необходимые смещения луча.

Генераторы импульсов (II). С обоих выходов мультивибратора (аноды лампы L_5) через дифференцирующие ячейки $C_{19}R_{37}$ и $C_{23}R_{43}$ снимаются разнополярные импульсы, соответствующие моментам перехода схемы мультивибратора из одного квазистойчивого состояния в другое. Импульсы подаются на собирательную схему, состоящую из двух полупроводниковых диодов D_1 и D_2 . Диоды включены таким образом, что через собирательную схему проходят только импульсы отрицательной полярности. Так как эти импульсы поступают поочередно с анода правого и левого триода лампы L_5 , то на выходе схемы они будут следовать друг за другом с частотой, вдвое большей, чем основная частота мультивибратора.

Таким образом, в каждый момент перехода мультивибратора в новое квазистойчивое состояние, т. е. в каждый момент перехода системы коммутации на новый уровень, на выходе собирательной схемы появится короткий отрицательный импульс (фиг. 4, д).

Импульсы с выхода собирательной схемы через емкость C_{70} подаются на усилительный и фазоинверсирующий каскад, собранный на левой половине лампы L_{18} . Усиленные импульсы положительной полярности, подаются на сетку тиратрона L_{20} (ТГ1-0,1/1,3), запертого отрицательным напряжением, снимаемым с R_{147} . В момент прихода положительного спускового импульса тиратрон зажигается, и конденсатор C_{78} , заряженный до полного анодного напряжения, разряжается через лампу и сопротивление R_{148} . Полученный положительный импульс (фиг. 4, ж) снимается с сопротивления R_{148} (100 ом) и подается по кабелю на устройство коммутации каналов.

Помимо генератора коммутации каналов задающие импульсы, снимаемые с собирательной схемы, через схему предварительной временной задержки управляют генератором импульсов возбуждения. Предварительная, временная задержка включена между собирательной схемой и

этим генератором для того, чтобы возбуждение излучателя происходило в тот момент, когда процесс коммутации во времени уже закончен.

В описываемом сейсмокопе применена ячейка фиксированной временной задержки, длительностью порядка 100 мксек, собранная на лампе L_{12} (6НЗП) по схеме релаксационного реле с катодной связью. Такое реле при подаче на него через конденсатор C_{43} отрицательных запускающих импульсов генерирует прямоугольные импульсы (фиг. 4,е), длительность которых, в основном, зависит от постоянной времени $C_{44}R_{83}$, а частота следования определяется запускающим устройством.

Задними фронтами прямоугольных импульсов, через дифференцирующую ячейку $C_{11}R_{138}$, запускается схема генератора импульсов возбуждения, собранная на правой половине лампы L_{18} и тиратроне L_{19} . Схема этого генератора отличается от схемы генератора коммутации каналов тем, что сопротивление нагрузки R_{145} (100 ом) стоит не в цепи катода тиратрона, а между разрядной емкостью $C_{75}C_{76}$ и землей. Снимаемый с нагрузки экспоненциальный импульс отрицательной полярности (фиг. 4,з) через кабель подается на пьезокристаллический излучатель.

Для изменения длительности импульса возбуждения предусмотрена возможность ступенчатого изменения величины разрядной емкости в пределах от 0,05 до 0,2 мкф, что соответствует изменению длительности импульса по уровню 0,9 в пределах 10—40 мксек. Крутизна переднего фронта импульса равна примерно 0,5 мксек. Изменение амплитуды этих импульсов в пределах от нуля до 300 в производится посредством регулировки потенциометра R_{145} , являющегося нагрузкой генератора.

Стабильная работа сейсмокопа и порядок расположения каналов на экране электронно-лучевой трубки достигаются жесткой синхронизацией схемы коммутации каналов со схемой коммутации луча посредством специальных синхронизирующих импульсов. Эти импульсы отрицательной полярности (фиг. 4,и) снимаются с нагрузки R_{153} (100 ом) отдельного генератора, собранного на лампе L_{21} по схеме, аналогичной описанной, и направляются по кабелю в схему коммутации каналов. Запуск генератора производится управляющими импульсами, поступающими с одного из выходов второго делителя частоты (L_7). Так как этот делитель генерирует колебания, период которых совпадает с периодом всего цикла работы системы коммутации, то частота следования синхронизирующих импульсов в восемь раз ниже частоты следования импульсов, управляющих коммутацией приемных каналов.

Схема задержки (III). Данная схема обеспечивает возможность детального наблюдения отдельных участков сейсмограммы. Чтобы обеспечить эту возможность, схема ждущей развертки должна запускаться с некоторым запаздыванием относительно подачи возбуждающего импульса на излучатель. Величина этого запаздывания может регулироваться. Для этой цели в описываемом сейсмокопе применена ячейка калиброванной задержки, выполненная по схеме фантастрона с катодной связью на лампе 6А7 (L_{13}) см. например [8, 9]. Схема фантастрона

достаточно стабильна и позволяет измерять временные интервалы с точностью до нескольких десятых процента. Управляющими для схемы задержки являются отрицательные импульсы возбуждения, которые через емкость C_{74} и переключатель Π_8 подаются на анод, а, следовательно, и на первую сетку лампы фантастрона (через конденсатор C_{46-51}). Попадая на первую сетку лампы \mathcal{L}_{13} , отрицательный импульс переводит схему фантастрона во временно устойчивое состояние, длительность которого зависит от постоянной времени τ цепочки R_{110} , C_{46-51} и начального потенциала анода. Постоянная времени τ регулируется переключателем диапазонов Π_7 , имеющим шесть положений, соответствующих временам задержки: 50—500; 500—1000; 1000—1500; 1500—2000; 2000—2500 и 2500—3000 мксек. Потенциал анода регулируется по верхнему уровню через полупроводниковый диод ДГЦ-27 (\mathcal{D}_{11}). Этой регулировкой обеспечивается деление каждого диапазона на десять равных интервалов, длительностью по 50 мксек.

На катодном сопротивлении R_{109} возникает отрицательный прямоугольный импульс регулируемой длительности (фиг. 4,к). Этот импульс дифференцируется цепочкой $R_{113}C_{52}$ и усиливается левым триодом лампы \mathcal{L}_{14} . Задним фронтом импульса спускается схема ждущей развертки.

Для контроля длительности задержки эти импульсы могут быть поданы на усилитель сейсмоакустических сигналов (через переключатель Π_8).

Схема ждущей развертки (IV). Ждущая развертка запускается специальной схемой, выполняющей помимо этого еще функции подсвета луча и управления генератором марок времени.

Режим электронно-лучевой трубки в сейсмоскопе подобран таким образом, что при отсутствии дополнительных управляющих сигналов на модулирующий электрод, трубка находится в запертом состоянии, и электронный луч отсутствует. Для того, чтобы на экране трубки появилось изображение, во время развертки на модулирующий электрод подается подсвечивающий Π -образный импульс положительной полярности, отпирающий трубку (фиг. 4,м).

Генератором указанных импульсов является релаксационное реле с катодной связью и одним устойчивым состоянием, выполненное на лампе 6НЗП (\mathcal{L}_{15}). Схема этого релаксатора в основном аналогична приведенной выше схеме ячейки предварительной задержки.

Запускающие импульсы отрицательной полярности подаются на анод левого триода реле и на сетку правого триода. Переключатель Π_8 позволяет производить запуск непосредственно от импульсов возбуждения, снимаемых с выхода соответствующего генератора, или от импульсов схемы задержки.

Грубое согласование длительности подсвечивающего импульса с длительностью развертки производится автоматически, так как переключатель Π_9 является общим в цепи релаксационного реле и в схеме генера-

тора развертки. Более точная регулировка производится потенциометром R_{120} .

С выхода реле (анод правого триода L_{15}) прямоугольные импульсы поступают через конденсатор C_{64} в схему ждущей развертки, а через конденсатор C_{59} на катодный повторитель L_{14}^6 , с которого они подаются на модулирующий электрод трубки, осуществляя тем самым необходимый подсвет луча. Кроме этого, с катода реле прямоугольные импульсы отрицательной полярности через конденсатор C_{30} подаются на манипуляторную лампу L_{22}^a , управляющую работой генератора марок времени.

Для получения напряжения развертки в сейсмокопе применена схема генератора линейно подающего напряжения с емкостной отрицательной обратной связью [8], выполненная на лампе 6Ж4 (L_{16}). Эта схема обеспечивает высокую линейность развертки.

Скорость развертки грубо регулируется переключателем L_9 . Плавное изменение скорости осуществляется с помощью потенциометра R_{125} . Амплитуда развертки определяется длительностью управляющих импульсов и регулируется потенциометром R_{120} .

С выхода генератора развертки линейно падающее напряжение (фиг. 4, *л*) подается на инверторный каскад, собранный на лампе L_{17} . Этот каскад, как и генератор развертки, охвачен отрицательной обратной связью (через емкость C_{68} и ячейку $R_{132}C_{67}$). Благодаря этому обеспечивается хорошая повторяемость формы и амплитуды сигнала при одно-временном повороте фазы на 180° . Примененная схема проста, малочувствительна к изменению питающих напряжений и к наводкам через паразитные емкости.

Генератор марок времени со вспомогательными устройствами (V). Для определения временного масштаба исследуемых процессов на электронно-лучевую трубку подаются специальные импульсы фиксированной частоты. Генератор марок времени собран на правом триоде лампы 6НЗП (L_{10}^6) по трехточечной схеме. Генератор работает на двух фиксированных частотах: 100 и 20 кГц, что соответствует интервалам между марками времени в 10 и 50 мксек. Трехточечная схема обеспечивает стабильность генерируемых колебаний по частоте порядка одного процента, что вполне достаточно при работе с сейсмокопом.

Для получения устойчивой картины на экране электронно-лучевой трубки применена система связи, при которой марки времени генерируются только во время прямого хода развертки. В остальное время генерация колебаний оказывается сорванной. Возбуждение и срыв генерации осуществляются при помощи манипуляторной лампы (левый триод L_{22}^a), которая включена параллельно резонансному контуру генератора марок времени. В период, предшествующий началу развертки, через манипуляторную лампу протекает анодный ток и колебательный контур оказывается зашунтированным ею. В момент начала прямого хода развертки на сетку манипуляторной лампы через конденсатор C_{30} подается

с катода релаксационного реле прямоугольный импульс отрицательной полярности. Этот импульс запирает лампу, и генератор переходит в режим автоколебаний. Поскольку возбуждение генератора происходит ударным способом (крутым передним фронтом управляющего импульса), то генерируемые им колебания всегда начинаются в одной фазе и сразу достигают максимальной амплитуды (фиг. 4,и). Режим генераторной лампы подобран таким образом, что генерируемые колебания ограничены по верхнему уровню. Это позволяет получить после дифференцирующей ячейки $R_{71}C_{33}$ узкие пикообразные импульсы, которые подаются через управляющий каскад L_{11}^a на блокинг-генератор, собранный на L_{11}^b (6НЗП). Блокинг генерирует кратковременные импульсы с крутыми фронтами перепада напряжений, длительность которых зависит от времени заряда конденсатора C_{37} , конструкции трансформатора Tr_1 , параметров лампы и паразитных реактивных сопротивлений схемы. Частота следования импульсов определяется временем разряда конденсатора C_{37} через сопротивление утечки R_{77} и потенциалом сетки генераторной лампы. Чтобы исключить возможность автоколебаний и перевести схему в режим ждущей генерации, на сетку лампы блокинг-генератора подается отрицательное напряжение. С выхода блокинг-генератора импульсы отрицательной полярности поступают через конденсатор малой емкости ($C_{41} \sim 15 \text{ нф}$) на управляющую сетку левой лампы выходного каскада усилителя и на катод или управляющий электрод трубки.

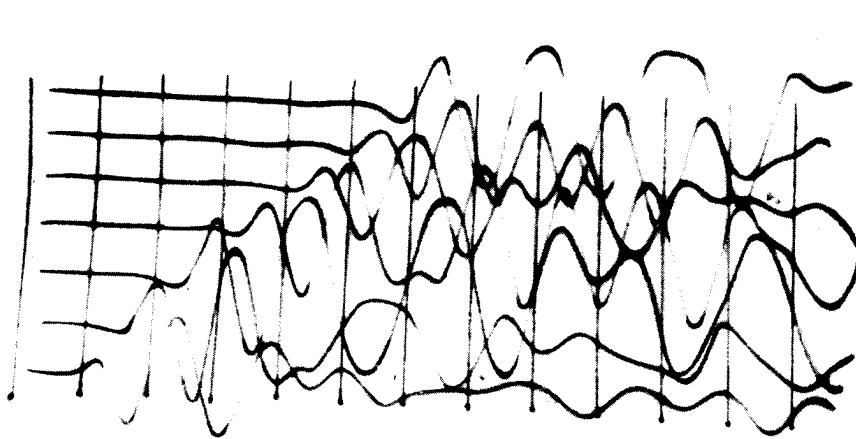
В сейсмоскопе предусмотрены три способа отметки времени.

В первом — маркерные импульсы генерируются только один раз за весь цикл восьмикратной коммутации, например, в тот момент, когда луч находится в крайнем нижнем положении. В этом случае в приборе остается семь приемных каналов, а восьмой используется только для отметки марок времени. Такое однократное включение генератора достигается благодаря применению схемы совпадения [8], управляющей работой генератора через вторую манипуляторную лампу (L_{10}^a). В описываемом сейсмоскопе схема совпадения выполнена на трех германиевых диодах ДГЦ-27 (D_7, D_8 и D_9), аноды которых соединены с тремя источниками управляющих прямоугольных импульсов, снимаемых с задающего мультивибратора, и двух включенных последовательно с ним релаксационных реле¹, а катоды — через общее сопротивление нагрузки R_{61} заземлены. При таком включении диодов, очевидно, что на нагрузке R_{61} появится сигнал низкого уровня только в том случае, когда на все входы системы будут поданы также низкие напряжения. Если хоть один из входов окажется под высоким потенциалом, то за счет малого внутреннего сопротивления соответствующего диода в направлении его прово-

¹ Во избежание обратной связи между мультивибратором и релаксационными реле импульсы с последних подаются на схему совпадения через катодные повторители сумматора схемы коммутации луча.

димости через сопротивление нагрузки потечет ток и потенциал выхода соответственно повысится.

На схему совпадения действует та же комбинация управляющих импульсов, что и в системе коммутации луча (фиг. 4, а, б, в), а следовательно, в течение полного восьмикратного цикла работы этой схемы имеется только одно сочетание сигналов, обеспечивающее низкое напряжение на выходе. При данном включении схемы такое сочетание появляется только в момент нахождения луча в крайнем нижнем положении. Со схемы совпадения выделенные прямоугольные импульсы отрицательной полярности поступают на вторую манипуляторную лампу (L_{10}^a), управляющую генератором марок времени. Одновременное действие двух манипу-

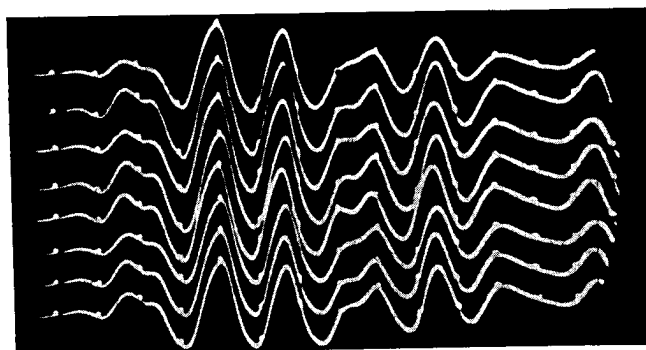


Фиг. 5. Пример сейсмограммы, полученной при позиционной расстановке пьезокристаллических приемников.

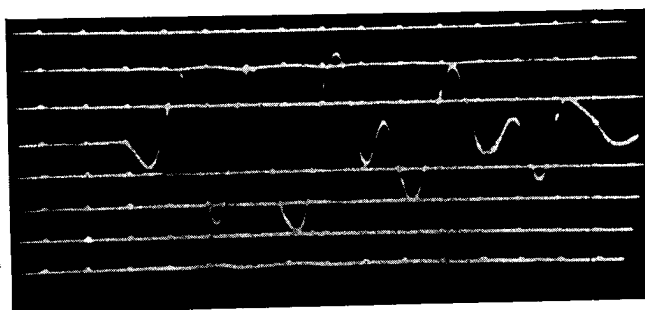
Марки времени отмечаются сериями вертикальных линий, пересекающих сейсмограмму через 10 мсек.

ляторных ламп на генератор марок времени приводит к тому, что генерируемые им колебания появляются только в то время, когда работает генератор развертки, а луч находится в нижнем положении. Амплитуда маркерных импульсов в этом способе отметки времени подбирается потенциометром R_{79} такой, чтобы их изображение пересекало всю полезную часть экрана трубки. Для лучшего выделения этих импульсов на фоне ярких трасс приемных каналов на катод трубки одновременно подаются отрицательные подсвечивающие импульсы с того же блокинг-генератора. Пример осциллограммы с марками времени приведен на фиг. 5.

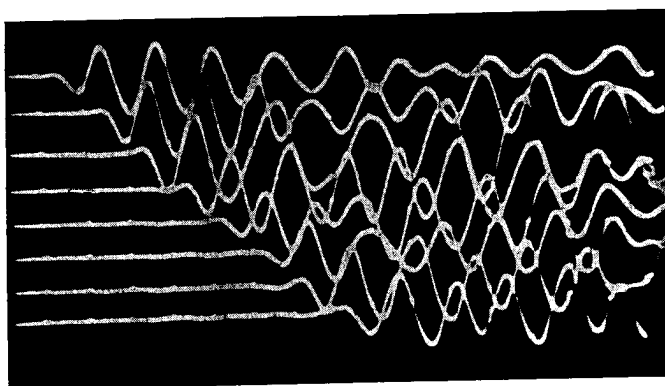
Во втором способе отметки времени маркерные импульсы подаются одновременно с приходящими колебаниями на все восемь трасс и изображаются в виде точек, накладывающихся на изображение принимаемых сигналов. Для лучшего выделения марок на записи их изображение



Фиг. 6. Осциллограмма, характеризующая идентичность каналов сейсмокопа.
Марки времени — через 10 мксек.



Фиг. 7. Осциллограмма, характеризующая взаимные влияния каналов сейсмокопа.



Фиг. 8. Сейсмограмма, аналогичная приведенной на фиг. 5, но с другим способом отметки времени.

несколько подсвечивается. Характер получающихся марок времени, записанных по второму способу, виден из фиг. 6, 7 и 8.

При третьем способе марки времени выделяются также на всех восьми трассах системой затемненных точек. Последнее достигается подачей отрицательных импульсов блокинг-генератора на модулирующий электрод трубки.

При втором и третьем способах отметки времени вторая манипуляторная лампа (L_{10}^a) отключается от генератора марок времени переключателем $П_5$.

Усилитель (VI). Сигналы от приемников, через схему предварительного усилителя, по коаксиальному кабелю подаются на вход широкополосного усилителя сейсмокопа. Усилитель собран на четырех лампах: двух двойных триодах 6НЗП (L_1 и L_2) и двух лучевых тетрадах типа 6П14П (L_3 и L_4).

Первый каскад усилителя выполнен по схеме катодного повторителя и имеет высокоомный вход. Входной ступенчатый компенсированный аттенюатор $П_1$ позволяет уменьшать амплитуду входного сигнала в соотношении 1 : 1, 1 : 10; 1 : 100. Стоящий в цепи катодного повторителя ступенчатый регулятор усиления $П_2$ обеспечивает дополнительное изменение усиления в 1, 2, 5, 10 раз. Второй и третий каскады работают в режиме усиления напряжения. С целью уменьшения искажающего влияния астигматизма трубки в усилителе применен пушпульный выходной каскад, выполненный по самоинвертирующей схеме с катодной связью. Эта схема обеспечивает достаточно постоянный средний уровень выходного напряжения.

Одновременно с принимаемыми колебаниями, которые подаются на управляющую сетку левой лампы, на вторую лампу поступают ступенчатые импульсы коммутации луча. Таким образом, выходной каскад усилителя выполняет еще функции сумматора. Поскольку сигналы коммутации обладают низкочастотными составляющими (до 10—5 гц), то для устранения искажений на этих частотах в сейсмокопе применена непосредственная связь выходного каскада с отклоняющими пластинами трубки.

Смещение луча по вертикали осуществляется путем подачи отрицательного напряжения на управляющую сетку лампы L_3 . В схеме усилителя такое смещающее напряжение снимается с части катодной нагрузки второго катодного повторителя (L_2^c), установленного специально для этой цели.

Марки времени, контрольные импульсы временной задержки и колебания генератора «широкой» записи (см. ниже) подаются на выходной каскад усилителя через конденсатор C_{14} малой емкости (порядка 15 пф), практически не вносящий никаких искажений в характеристики усилителя. Высокочастотная коррекция усиления осуществляется за счет применения в усилительных каскадах сравнительно небольших анодных

сопротивлений и корректирующих индуктивностей в анодных цепях. Низкочастотная коррекция в усилителе отсутствует (за исключением оконечного каскада). Усилитель имеет коэффициент усиления порядка 10000 и ширину полосы пропускания от 1 до 200 кГц.

Устройство для получения «широкой» записи. При проведении сейсмических исследований бывает необходимо знать спектральный состав регистрируемых колебаний. В настоящее время создана специальная аппаратура, позволяющая производить частотный анализ изучаемых колебательных процессов [10]. При использовании этой аппаратуры необходимо запись колебаний производить по методу переменной ширины. С этой целью в сейсмоскопе на усилитель приемного канала помимо сигнала подаются колебания с частотой порядка нескольких мегагерц, изображение которых на экране трубки практически сливается в сплошную широкую полосу. Генератор высокочастотных колебаний собран по обычной трехточечной схеме на правом триоде лампы 6НЗП (J_{22}^6). На приемный усилитель колебания подаются через конденсатор C_{14} .

Схема электронно-лучевой трубки (VII). В приборе может использоваться любая однолучевая трубка со статическим отклонением луча. В описываемом сейсмоскопе применена трубка типа 88D фирмы «Cossor», имеющая плоский экран, зеленое свечение, среднее послесвечение и достаточно хорошую фокусировку изображения.

Питание трубки осуществляется через делитель на сопротивлениях от источника высоковольтного отрицательного напряжения (-2000 в) по обычной схеме. Яркость свечения экрана регулируется изменением напряжения на катоде трубки посредством потенциометра R_{164} . При отсутствии сигнала развертки потенциал катода подбирается таким, чтобы трубка была заперта. Во время прямого хода луча на модулирующий электрод через конденсатор C_{86} подаются положительные прямоугольные импульсы подсветки. Дополнительная подсветка марок времени осуществляется подведением на катод трубки через конденсатор C_{88} кратковременных отрицательных импульсов. Для устранения астигматизма в моменты действия этих импульсов между катодом и вторым анодом, от потенциала которого зависит фокусировка, включена емкость C_{89} . Полное устранение астигматизма достигается согласованием напряжения третьего анода, регулируемого потенциометром R_{167} со средними потенциалами отклоняющих пластин.

Как уже отмечалось, благодаря непосредственной связи выходного каскада усилителя с горизонтальными пластинами, смещение луча в вертикальном направлении осуществляется в схеме усилителя. Регулировка горизонтального смещения достигается использованием спаренного сопротивления R_{155} и R_{156} .

При перемене частоты следования сигналов развертки из-за изменения постоянных составляющих этих сигналов возможны смещения начала рабочего хода луча. Чтобы исключить такие смещения, конденсаторы C_{81} и C_{82} , через которые подается напряжение развертки,

зашунтированы со стороны выхода полупроводниковыми диодами ДГЦ-27 (D_{12}, D_{13}).

Блок питания (VIII). Схема питания состоит из трех выпрямителей, питаемых общим трансформатором. Выпрямитель анодного напряжения, собранный по двухполупериодной схеме на лампе 5Ц3С (L_{25}), позволяет получать на выходе трехячеечного фильтра постоянное напряжение $+450$ в, подводимое к выходному каскаду усилителя сейсмокопа, электронно-лучевой трубке и генераторам выходных импульсов. Питание всей остальной части сейсмокопа ($+270$ в) осуществляется через электронный стабилизатор напряжения, выполненный на лампах 6Н5С (L_{26}), 6Н9С (L_{27}) и СГ-4 (L_{28}), по схеме последовательного типа с управлением со стороны выхода через двухкаскадный усилитель постоянного напряжения с потенциометрической связью. Эта схема обладает значительным коэффициентом стабилизации (порядка нескольких сотен) и низкоомным выходом (менее 10 ом). Последнее качество схемы особенно важно, так как оно исключает возможность паразитных связей через общий источник питания.

Отрицательное напряжение, питающее цепи смещения (-150 в), снимается с однополупериодного выпрямителя, собранного на лампе 6Ц5С (L_{24}), и стабилизируется газоразрядным стабилизатором СГ-4 (L_{23}). Высоковольтный выпрямитель отрицательного напряжения (-2000 в), питающий электронную трубку, собран по параллельной схеме удвоения напряжения на селеновых столбиках АВС-7 (CC_{1-4}).

Кроме указанных выпрямителей, от этого же силового трансформатора осуществляется питание накальных цепей прибора.

Сейсмокоп может питаться от сети переменного тока напряжением 110, 127 и 220 в. Общая потребляемая мощность около 150 вт.

Схема основного устройства сейсмокопа собрана на двухъярусном шасси из дюралюминия с кожухом. Все органы управления выведены на вертикальную переднюю панель.

Габариты прибора $520 \times 400 \times 280$ мм, вес — около 30 кг.

§ 3. ПЕРЕКЛЮЧАТЕЛЬ КАНАЛОВ И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ УСИЛИТЕЛЬ¹

Как указывалось выше, предварительный усилитель и схема коммутации каналов, управляющая этим усилителем, смонтированы в специальной приставке (фиг. 1). Ниже приводится описание электронной схемы коммутации каналов и предварительного усилителя (фиг. 3).

Принцип примененной коммутации описан в [11].

Из соображений экономичности питания, простоты управления и минимальных габаритов схема собрана на полупроводниковых приборах и малогабаритных радиодеталях. Монтаж выполнен на фигурной гетинаксовой панели размером $25 \times 50 \times 475$ мм, вставляемой в латунный цилиндр длиной 500 мм и диаметром 60 мм.

¹ В разработке схемы принимал участие инженер Н. Ф. Фролов.

Схема коммутации каналов (IX). В описываемом сейсмоскопе используются три последовательно соединенных релаксационных реле, собранных на кристаллических триодах типа П6Д(KT_{1-6}). Каждое реле работает в режиме делителя частоты, поэтому при отсутствии запускающих импульсов вся система находится в одном из восьми устойчивых состояний. Запускающие импульсы, снимаемые с генератора коммутации каналов (L_{20} на фиг. 2), через кабель подаются на вход первого реле. Каждый такой импульс вызывает переход реле из одного состояния в другое: следовательно, первое реле будет генерировать прямоугольные колебания с частотой вдвое меньшей, чем частота следования запускающих импульсов. Поскольку импульсы запуска генерируются в каждый момент перехода задающего мультивибратора в схеме коммутации луча, то в результате рассматриваемое реле будет фактически дублировать работу этого мультивибратора. Первое реле запускает соединенное последовательно с ним второе, которое в свою очередь запускает третье реле.

Таким образом, суммарная картина колебательных процессов, происходящих в схеме коммутации каналов, полностью дублирует процессы в схеме коммутации луча.

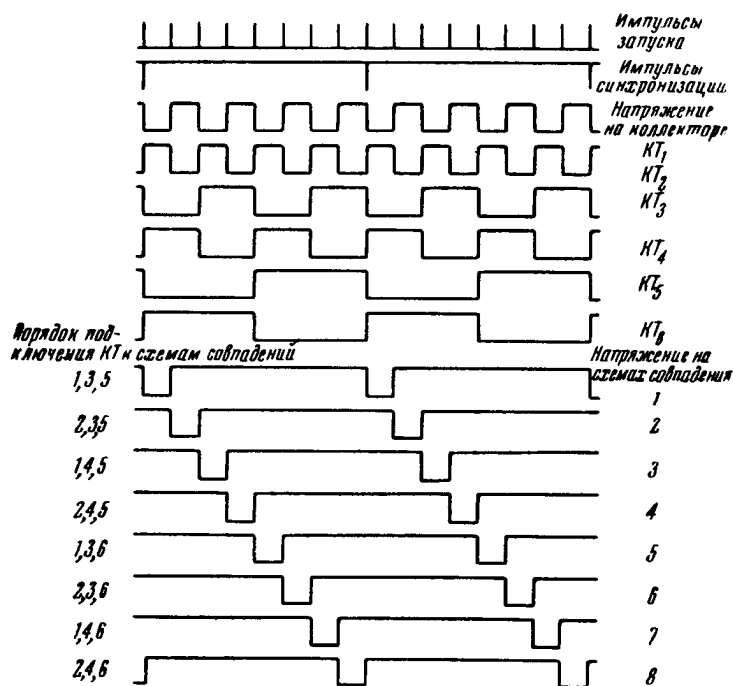
Для жесткой фазовой синхронизации этих двух процессов к описываемой схеме подводятся от генератора синхронизации (L_{21} на фиг. 2) специальные отрицательные импульсы, частота следования которых в восемь раз меньше частоты запускающих импульсов. Эти синхронизирующие импульсы, в отличие от запускающих, подаются через диоды D_{7-9} сразу на все три реле, но не симметрично, а только на одну базу каждого из них. Примененный способ синхронизации обеспечивает постоянные фазовые соотношения между колебательными процессами в управляемой и управляющей схемах. Действительно, момент прихода отрицательного импульса синхронизации всегда должен совпадать с моментом перехода соответствующих триодов реле (KT_1 , KT_3 , KT_5) в проводящее состояние. Если это условие будет нарушено (что возможно при включении схемы), то первый же синхронизирующий импульс, благодаря его непосредственному воздействию на соответствующие базы, возвратит схему в исходное состояние и дальнейшая ее работа будет протекать уже синхронно с этими импульсами.

Поскольку синхронизирующие импульсы генерируются только в начале каждого цикла коммутации луча, то этим моментам всегда будет соответствовать одно и то же состояние схемы коммутации каналов, а именно, состояние, в котором триоды KT_1 , KT_3 и KT_5 — проводят.

Таким образом, два колебательных процесса, протекающих в схемах коммутации луча и коммутации каналов, оказываются жестко связанными друг с другом, и каждому уровню луча на экране трубки будет соответствовать один и только один определенный приемный канал.

Устройство коммутации состоит из восьми схем совпадения, собранных на полупроводниковых диодах типа Д2-Е ($D_{10} - D_{33}$). Каждая схема

совпадения имеет три входа, по числу управляющих реле, и один выход, соединенный с базой одного из управляемых каскадов восьмиканального усилителя. При осуществлении коммутации каналов при помощи схем совпадения, режим усилителя выбирается таким, чтобы управляемые каскады находились в рабочем состоянии, когда на выходе схемы имеется определенный сигнал совпадения, и запирались при отсутствии этого



Фиг. 9. Диаграммы напряжений в схеме коммутации каналов.

сигнала. В нашем случае управляемые каскады собраны на полупроводниковых триодах с проводимостью типа $p-n-p$ с заземленным эмиттером. Поэтому сигналы низкого уровня будут переводить усилитель в рабочее состояние, а сигналы высокого уровня — запирают его. В описываемом устройстве применены схемы совпадения для отрицательных сигналов. На фиг. 9 приведены графики напряжений, управляющих схемами совпадения, и напряжений, снимаемых с выходов этих схем (напряжений, отпирающих каналы).

Схема предварительного усилителя (X). Как указывалось выше, предварительный усилитель является многоканальным устройством с восемью входами и одним выходом. Усилитель собран на полупроводниковых триодах типа П6Д, обладающих наименьшим уровнем шумов.

Входные каскады усилителя (KT_{7-14}) для согласования с пьезокристаллическими приемниками собраны по схеме с заземленным коллектором.

Вторые каскады (KT_{15-22}) являются усилительными и выполнены с заземленными эмиттерами. Кроме того, вторые каскады управляются схемой коммутации каналов; поэтому они при отсутствии управляющих сигналов заперты и отпираются только на время действия отрицательных импульсов совпадения.

Запирающее напряжение на все восемь каскадов подается с потенциометра R_{72} , стоящего в цепи эмиттеров этих триодов. Вторые каскады имеют общую нагрузку R_{61} , с которой по очереди снимаются сигналы, соответствующие всем восьми каналам.

Третий каскад (KT_{23}), являющийся общим для всех каналов, собран по схеме с заземленным коллектором и предназначен для согласования четвертого усилительного каскада (KT_{24}) со вторым. Для согласования выхода усилителя с низкоомным кабелем оконечный, пятый каскад, собран по схеме с заземленным коллектором.

Таким образом предварительный усилитель имеет пять каскадов, из которых два — усилительных. Общий коэффициент усиления порядка 100 при ширине полосы пропускания, измеренной на уровне 0,7 от максимальной амплитуды, от 1 до 150 кГц. Уровень шумов на входе при тщательном подборе кристаллических триодов, особенно во вторых каскадах, не превышает 7—10 мкВ.

Питание усилителя и схемы коммутации каналов осуществляется от общего источника отрицательного напряжения — 20 В. Непосредственно на усилитель подается напряжение равное — 10 В (с делителя $R_{73} - R_{72}$).

В ходе лабораторных испытаний установлено, что описанный сейсмоскоп работает весьма стабильно. Это позволяет проводить не только визуальные наблюдения, но и фотографирование изучаемых явлений с экрана электронно-лучевой трубки.

Для иллюстрации работы сейсмоскопа на фиг. 6 приведена осциллограмма, характеризующая идентичность приемных каналов. В этом опыте на входы всех восьми каналов поданы колебания, снимаемые с одного общего пьезокристаллического приемника (кристалла сегнетовой соли размером $2 \times 2 \times 2$ см). Марки времени в данном случае подаются по второму способу (в виде ярких точек, следующих через 10 мксек на всех трассах).

На фиг. 7 представлена осциллограмма, характеризующая взаимные влияния между каналами. Колебания с приемника подавались только на вход четвертого канала, все остальные входы нагружены эквивалентными сопротивлениями (10 ком). Усиление приемных трактов — максимальное. Способ отметки времени здесь тот же, что и на предыдущей осциллограмме.

Сейсмограмма, приведенная на фиг. 5, получена при расстановке семи приемников вдоль прямой линии на полированной поверхности образца гранита. В этом опыте марки отмечаются по первому способу, системой вертикальных прямых линий, пересекающих всю сейсмограмму.

На фиг. 8 приведена аналогичная сейсмограмма, но с отметкой марок времени по второму способу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Описанный восьмиканальный импульсный сейсмоскоп позволяет производить сейсмоакустические измерения в восьми точках исследуемой среды, при этом принимаемые колебания подаются на каждый из регистрирующих каналов. Частота коммутации каналов (от 50 до 200 гц) выбрана значительно ниже частоты исследуемых колебаний (порядка 5—100 кгц). Частота повторения циклов коммутации (от 6,5 до 25 гц) достаточна для визуального наблюдения принимаемой волновой картины на экране электронно-лучевой трубки.

2. Прибор может применяться при проведении экспериментов, в которых желательно использование многоканальной записи, в частности для сейсмического моделирования, ультразвукового сейсмокаротажа скважин и других исследований.

3. Сейсмоскоп достаточно портативен и конструктивно выполнен в виде двух узлов: основного устройства и специальной приставки. Питание прибора осуществляется от сети переменного тока. Потребляемая мощность не превышает 150 вт.

4. Испытания сейсмоскопа, проведенные в лабораторных условиях, показали, что он работает вполне надежно и стабильно, а управление им несложно.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. В. Ризниченко, Б. Н. Ивакин и В. Р. Бугров. Моделирование сейсмических волн. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1951, № 5.
2. Ю. В. Ризниченко, Б. Н. Ивакин и В. Р. Бугров. Моделирование сейсмических волн при помощи ультразвуковых импульсов. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1952, № 3.
3. Ю. В. Ризниченко [и др.]. Сейсмоакустические методы изучения напряженного состояния горных пород на образцах и в массиве. Тр. Геофиз. ин-та АН СССР, № 34 (164), 1956.
4. О. И. Силаева, О. Г. Шамина. Измерение скоростей на образцах цилиндрической формы. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1958, № 1.
5. Ю. В. Ризниченко и В. А. Глухов. Об импульсном ультразвуковом сейсмокаротаже. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1956, № 11.
6. Е. В. Карус и В. Б. Цукерник. Ультразвуковая импульсная установка для изучения физико-механических свойств горных пород, пересекаемых скважиной. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1958, № 11.
7. Ю. В. Ризниченко, Б. Н. Ивакин и В. Р. Бугров. Импульсный ультразвуковой сейсмоскоп. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1953, № 1.
8. А. М. Бонч-Бруевич. Применение электронных ламп в экспериментальной физике. Гостехиздат, 1955.

9. Л. А. Меерович и Л. Г. Зеличенко. Импульсная техника. Изд-во «Советское радио», 1954.
 10. Л. Л. Худзинский и А. Я. Меламуд. Станция частотного анализа сейсмических колебаний. Изв. АН СССР, серия геофиз., 1957, № 9.
 11. А. И. Беляевский. Многоканальный временной анализатор. Приборы и техника эксперимента, 1957, № 1.
-

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
А. М. Епипатьева. Некоторые результаты анализа формул для амплитуд преломленных волн	7
Ю. И. Васильев. Некоторые следствия из анализа коэффициентов отражения и преломления упругих волн	52
С. П. Стародубровская. К методике приближенных расчетов теоретических сейсмограмм волн, возникающих в тонкослойных средах	81
И. С. Берзон. Об изменении с расстоянием амплитуд волн, отраженных от тонкого слоя	107
В. С. Исаев. О зависимости преобладающей частоты спектра импульсного колебания от числа видимых периодов импульса	114
Л. Л. Худзинский. О частотном анализе в зоне интерференции сейсмических волн	120
В. С. Исаев. Об изменении спектров волн при группировании сейсмографов	136
И. С. Берзон. Определение спектра коэффициента отражения продольных волн от тонкого слоя	163
М. И. Рац-Хизгия. Об осреднении наблюдаемых данных при построении графиков изменения амплитуд сейсмических волн с расстоянием	187
Т. Г. Иванова. Экспериментальные данные о влиянии слоя в верхней части разреза на углы выхода волн различной частоты	194
И. С. Берзон. Некоторые вопросы интерпретации годографов обменных отраженных волн	213
Л. В. Молотова. О регистрации глубинных отражений при сейсморазведке	237
Л. И. Ратникова. О поверхностных волнах, зарегистрированных вблизи источника	253
Г. Н. Парийская. Изучение поверхности вертикально-слоистой среды со сложным рельефом по системам продольных сейсмических профилей	283
Л. И. Боканенко. К вопросу о контроле чувствительности сейсморегистрирующих каналов	320
А. Я. Меламуд, Н. С. Шипилин. Высокочастотная сейсмическая аппаратура	336
О. Г. Сорохтин. Многоканальный импульсный ультразвуковой сейсмоскоп	354

Труды Института физики Земли
№ 6 (173)

Сейсмическая разведка

*

Утверждено к печати
Институтом физики Земли
Академии наук СССР

*

Редактор издательства Л. И. Ратникова
Технический редактор В. В. Волкова

РИСО АН СССР № 22-10В. Сдано в набор 15/VIII 1959 г.
Подписано к печати 25/XI 1959 г. Формат бумаги 70×108³/₁₆
Печ. л. 23¹/₄+4 вкл. Усл. печ. л. 32,19 Уч.-издат. л. 27,5+4 вкл.=28,5
Тираж 1500 экз. Т-13308. Изд. № 3711
Тип. зак. 2193

Цена 19 руб. 80 коп.

Издательство Академии наук СССР.
Москва, Подсосенский пер., 21

2-я тип. Издательства АН СССР
Москва, Шубинский пер., 10

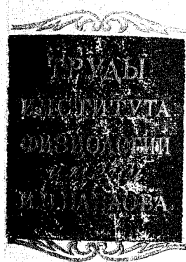
ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Стр.	Страна	Напечатано	Должно быть
50	10 сн.	зондировании	экранировании
61	Подпись	в функции угла el или el .	(пунктирная линия) в функ-
	к фиг. 2, 2 сн.	Пара-(пунктирная линия) метр	ции угла el или el . Параметр
71	5 сн.	a_1/a_2	$a_1 < a_2$
109	Форм. (5)	ctg^2	cth^2
110	Форм. (9)	$(1-n)^2$	$(1-n^2)$
	»	$\sqrt{1-q}$	$\sqrt{1-q^2}$
	Форм. (10)	ctg^2	cth^2
124	1 сн.	[4]	[5]
217	Форм. (5)	$\sqrt{\frac{4H^2 + x^2}{V_P}}$	$\frac{\sqrt{4H^2 + x^2}}{V_P}$
275	Подпись	фазовой	групповой
	к фиг. 19, 2 сн.	0,229	0,029
279	12 сн.	C_{11}	C_{11}
361	11 сн.		

Труды Института физики Земли, № 6

STAT

Page Denied



Т Р У Д Ы
ИСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ
ИМЕНИ
И. П. ПАВЛОВА

VIII

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

Т Р У Д Ы
ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ
и м е н и
И. П. ПАВЛОВА

Т О М
VIII

В О П Р О С Ы
ФИЗИОЛОГИИ И ПАТОЛОГИИ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА — ЛЕНИНГРАД

1 9 5 9

Редакционная коллегия:

К. М. БЫКОВ (ответственный редактор),
Д. Ш. Азранович (зам. отв. редактора), *А. Л. Васильев*, *М. Ф. Васильев*,
Г. Г. Владимиров, *В. В. Ильинский*, *Н. Г. Колосов*, *Н. Т. Курицын*,
Ф. Н. Майоров (зам. отв. редактора), *А. В. Соловьев*, *В. К. Федоров*
Секторы тома *Г. А. Образцова* и *Викт. К. Федоров*



РОБЕРТЪТЪН МЕНАХИЛОВИЧ
БЪКОВ

*С глубоким уважением
и чувством искренней благодарности
посвящается настоящий труд
светлой памяти
директора Института физиологии
имени И. П. Павлова АН СССР
академика
КОНСТАНТИНА МИХАЙЛОВИЧА
БЫКОВА*

В О П Р О С Ы
ФИЗИОЛОГИИ И ПАТОЛОГИИ
ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ ИМ. П. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

О НОВОМ МЕТОДИЧЕСКОМ ПРИЕМЕ ИЗУЧЕНИЯ
ФИЗИОЛОГИИ И ПАТОЛОГИИ РЕЧИ

В. В. АЛЯКРИНСКИЙ

(Лаборатория высшей нервной деятельности ребенка.
Заведующий — П. П. Красногорский)

Н. И. Красногорским, его учениками и сотрудниками были детально изучены безусловные и условные рефлексы головного мозга ребенка, а также были проведены физиологические исследования речевой деятельности у детей с помощью секреторно-двигательной методики.

Однако для объективного изучения физиологии и патологии речи была необходима специальная методика, которая позволяла бы точно регистрировать и измерять скрытые периоды речевых реакций, длительность и силу каждого речевого звука, слога и слова, продолжительность межслововых и межсловарных пауз, а также определять расположение слов в фразе в связи со смысловым их значением и таким образом проводить физиологический анализ речевой деятельности.

Такая методика чернильной записи звуков речи была разработана нами с помощью инженеров Д. Д. Вернера, Н. С. Куприянова, Г. М. Огородниковой, Н. Е. Зильбермана. Запись речи производится с помощью комплексной установки, состоящей из магнитофона (или микрофона), усилителя-компрессора и специального осциллографа для регистрации чернилами на бумажной ленте длительности и силы звуков речи (рис. 1). Указанный осциллограф регистрирует до 50 колебаний в секунду, что значительно превышает технические данные немецкого аппарата Неймана, пишущее устройство которого регистрирует не более 5-6 колебаний в секунду (Алякринский, 1955).

Для того чтобы иметь возможность одновременно записывать громкую и шепотную речь, т. е. весь звуковой диапазон речи, между магнитофоном (или микрофоном) и аппаратом чернильной записи включается специальный усилитель-компрессор, который увеличивает записываемый диапазон звуков речи до 45 дБ и более.

Кроме чернильной записи речи, мы применяем также фотозапись звуков речи на индифферентном осциллографе. Длительность речевых звуков при фотозаписи измеряется в тысячных долях секунды; при чернильной записи — в сотых долях секунды. Сила звуков речи в обоих случаях измеряется в децибелах.

Методика чернильной и фотографической записи звуков речи в сочетании с одновременным воспроизведением смыслового содержания речи с помощью магнитофона применяется нами при изучении детской речи в онтогенезе, а также в исследовании физиологии и патологии речи у детей и взрослых.

Н. И. Красногорский считает, что новая методика регистрации речевых реакций позволила довести физиологическое изучение высшей нервной деятельности человека до уровня отвлечения и обобщения. Она дала возможность определить скорость речевого потока при обычной и ускоренной речи, при ее переходах к внутренней речи, т. е. к мышлению. Методика позволила также произвести физиологический анализ речевой цепи силлогизма.

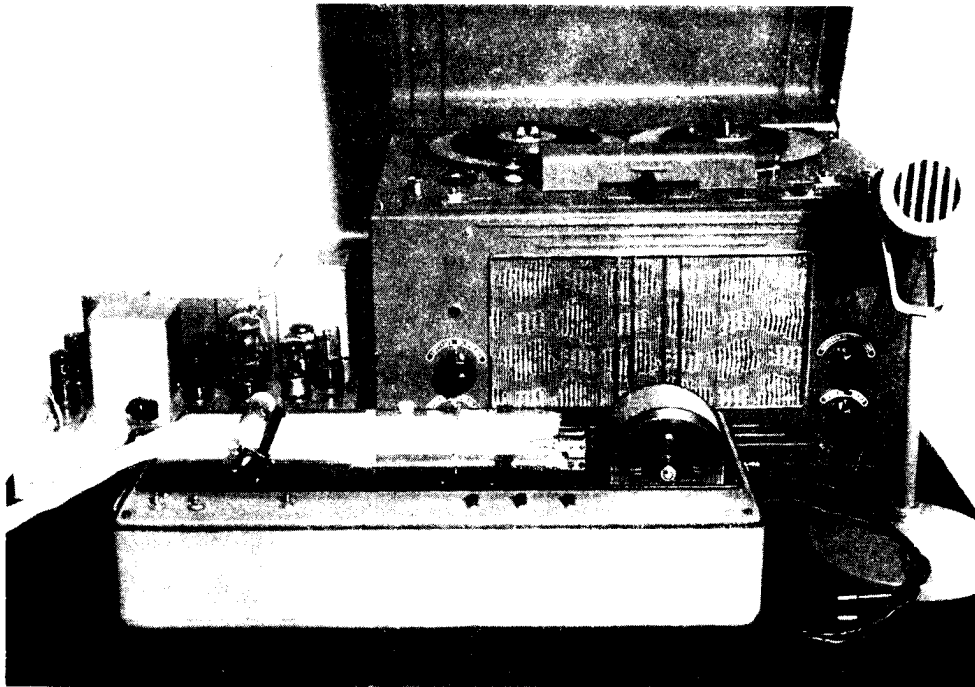


Рис. 1. Оригинальная установка для чернильной записи электроречегрмм.

Продолжая изучение развития детской речи, мы записываем с помощью осциллографа на кинолентку отдельные слова, произносимые детьми в разные возрастные периоды. По рисунку осциллограмм звуков речи определяется четкость произношения отдельных фонем, которая зависит от работы артикуляционного аппарата и в конечном счете определяется дифференцировочной деятельностью речедвигательного анализатора у детей первых лет жизни (рис. 2).

Анализ осциллограмм показал, что в 1 год 2 мес. девочка произносит звуки слова «мама» нечетко: они имеют диффузный рисунок, и не представляется возможным точно разграничить один звук от другого. В 2 года девочка произносит звуки слова «мама» совершенно отчетливо; они приобретают характерный рисунок, что позволяет легко найти переходы одного звука в другой и с большой точностью определить их длительность и силу. На осциллограмме слова «мама», произнесенного девочкой в 3 года 2 мес., мы увидели еще более четкий рисунок основного тона и обертонов гласной «а», т. е. картину тембра.

Полученные данные свидетельствуют о том, что в речедвигательном анализаторе ребенка одного года, посылающем импульсы возбуждений к речевоспроизводящим органам, еще не образовано точное дифференцирование отдельных звуков речи. В связи с этим представляет интерес высказывание языковеда акад. Л. В. Щербы. В статье «О диффузных зву-

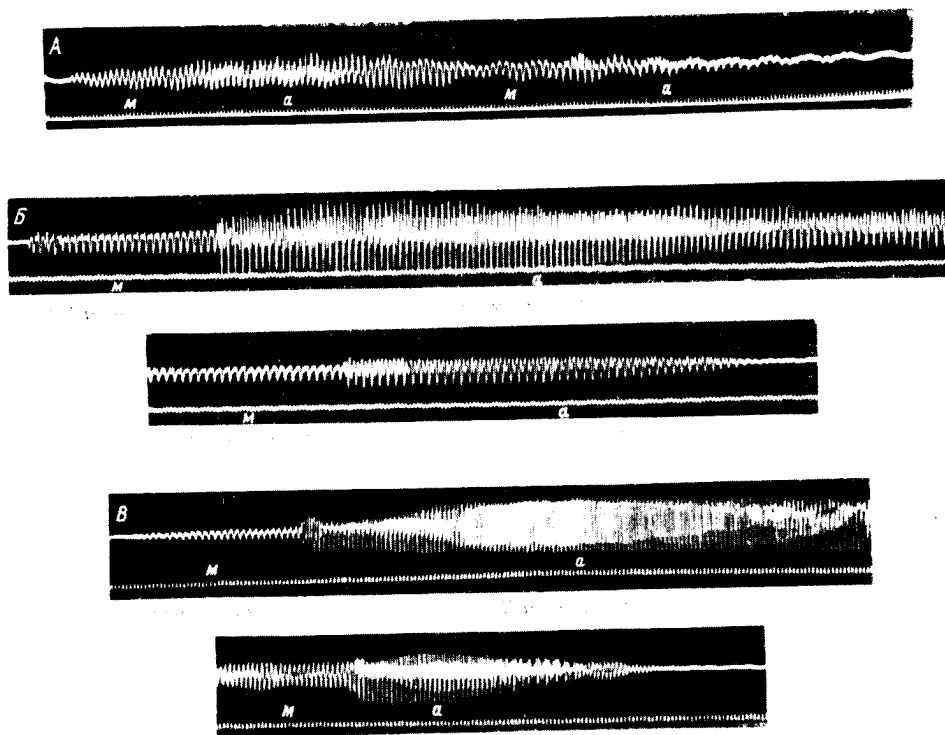


Рис. 2. Осциллограммы звуков речи при произнесении слова «мама» одним и тем же ребенком в различные возрастные периоды.

А — возраст ребенка 1 год 2 мес., Б — 2 года, В — 3 года 2 мес. Отметка времени — 0,002 сек.

ках» он писал: «В этом смысле можно, очевидно, говорить о диффузном раздражении того или другого двигательного аппарата вообще, и далее, по-видимому, о диффузной речевой артикуляции, то есть такой артикуляции, в которой в силу недостаточной дифференцированности раздражения с абсолютной необходимостью участвуют ненужные с точки зрения ожидаемого полезного действия группы мышц» (Щерба, 1935, стр. 451).

Таким образом, у ребенка в 1 год 2 мес. мы имеем диффузную речевую артикуляцию, вызванную недостаточной дифференцированностью раздражений в речедвигательном анализаторе. К двум годам это дифференцирование звуков речи уже наступает, что и обуславливает более точную

работу артикуляционного аппарата и более четкое произношение отдельных речевых фонем.

Методика чернильной записи звуков речи была применена в совместной работе с И. И. Канасвым при изучении высшей нервной деятельности у детей-близнецов.

Речь близнецов, особенно однояйцевых (ОБ), не раз привлекала внимание исследователей. В частности, исследовались голоса близнецов (Cedda, A. e L. Bianchi, 1955); развитие речи у ОБ (Brauns, 1934; Luchsinger, 1953, и др.), дефекты речи (Seeman, 1937; Brodnitz, 1951, и др.), психология речи (Strayer, 1930; Gottschick, 1939; Smith, 1949; Luchsinger, 1953; Лурия и Юдович, 1956, и др.).

Наше исследование физиологии речи велось на близнецах-школьниках старших классов, трех парах однояйцевых близнецов (ОБ) и одной паре разнояйцевых (РБ). Одна из пар ОБ — мальчики Толя и Коля С., 15 лет, две другие пары ОБ — девочки Оксана и Наташа Г., 17 лет, Эмма и Наташа В., 12 лет. Разнояйцевые близнецы — девочки Лена и Тамара Ш., 16 лет.

Ниже приводятся материалы, полученные при записи чтения вслух небольшого отрывка повести Пушкина «Капитанская дочка». Записи чтения этого текста были произведены с двумя парами ОБ по три раза с перерывами свыше недели, а с двумя другими парами ОБ и РБ записи были сделаны по два раза. Согласно инструкции, каждый из испытуемых должен был начать чтение после слов экспериментатора: «Пожалуйста, прочти». Близнецы начинали чтение далеко не одновременно, особенно при первой записи (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Испытуемый	1-я запись		2-я запись		3-я запись	
	время произнесения (в сек.)	разница (в сек.)	время произнесения (в сек.)	разница (в сек.)	время произнесения (в сек.)	разница (в сек.)
Оксана Г.	3,34	0,84	2,45	0,94	1,39	0,39
Наташа Г.	2,50		1,51		1,78	
Толя С.	1,60	4,92	1,49	1,11	0,95	0,75
Коля С.	6,52		2,60		0,20	
Наташа В.	0,60	0,05	0,94	0,64	—	—
Эмма В.	0,55		1,58		—	
Лена Ш.	1,40	19,40	0,40	0,20	—	—
Тамара Ш.	20,80		0,20		—	

При первой записи разница между близнецами той же пары, так называемая внутрипарная разность, была особенно велика у РБ — Лены и Тамары Ш. Однако уже при второй записи эта разница у РБ почти исчезла и оказалась меньше, чем у ОБ. У одного и того же испытуемого паузы перед началом чтения в разные дни были разной длительности. В общем же у большинства подростков наблюдалась тенденция к сокращению этой паузы, что, очевидно, зависело от ослабления внешнего торможения в новой для них обстановке. При второй записи максимальная внутрипарная разница длительности паузы перед началом чтения была у ОБ Толи и Коли С. — 1,11 сек., тогда как у РБ Лены и Тамары Ш. она была всего лишь 0,20 сек.

При чтении текста наибольшая внутрифразная разница сохранилась у одной из близнецов Толя и Коля С. Ниже приводятся их электроречеграммы и для сравнения — электроречеграммы разнородных близнецов Лены и Тамары Ш. (рис. 3).

Анализ этих кривых показал, что Толя С. прочел три фразы за 7.64 сек., потратив на произнесение 18 слов 6.91 сек., на две межфразовые паузы —

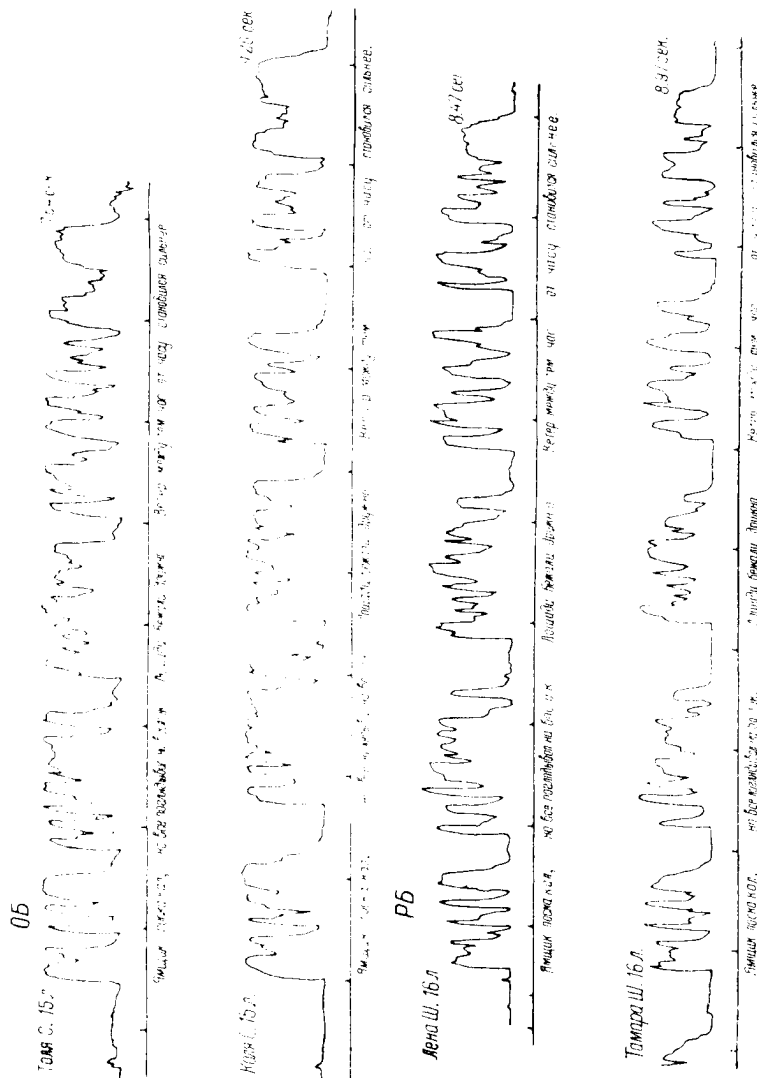


Рис. 3. Электроречеграммы однояйцевых (OB) и разнородных (PB) близнецов.

0.44 сек. и на остальные 5 межсловарных пауз — 0.29 сек. (всего на паузы — 0.73 сек.). Сила ударных слогов в словах была 65—82 дБ. Коля С. прочел три фразы за 9.26 сек., т. е. на 1.62 сек. медленнее, чем Толя С. На произнесение слов было затрачено 8.13 сек., и на паузы — 1.13 сек., в том числе на две межфразовые — 0.41 сек., и на остальные три межсловарные паузы — 0.72 сек. При сравнении длительности произнесения каждого слова оказалось, что у Коли С. 13 слов (из 18) были прочитаны

за большие отрезки времени, причем длительность произнесения 9 слов была больше на 0.11—0.24 сек., а 4 слов — на 0.02—0.04 сек. Что касается силы произнесения, то Коля С. 11 слов произнес громче на 2—8 дб, 5 слов с такой же силой, как и Толя, и 2 слова — слабее на 1—6 дб.

Чтение этого же текста разнояйцевыми близнецами Леной и Тамарой III. сопровождалось меньшими внутрипарными различиями в отношении длительности произнесения слов и фраз. Лена III. прочла текст за 8.47 сек., потратив на паузы перед словами 1.34 сек. и на произнесение слов — 7.13 сек. Тамара III. прочла тот же текст за 8.97 сек., потратив на паузы 1.46 сек. и на произнесение слов — 7.51 сек. При сравнении длительности произнесения каждого слова оказалось, что у Тамары III. 11 слов были произнесены за большие отрезки времени, причем это увеличение было менее значительным, чем у ОБ Толи и Коли С.: 9 слов по длительности были больше на 0.01—0.08 сек., и только 2 слова — на 0.10—0.11 сек. Сила произнесения 11 слов у Тамары III. была слабее на 1—11 дб, однако 7 слов были сказаны ею громче на 2—11 дб.

Таким образом, при сравнении этих двух пар испытуемых речь однояйцевых близнецов имела большие внутрипарные различия по своей скорости и силе, чем речь разнояйцевых близнецов.

Объем данного сообщения не позволяет привести подробные таблицы для характеристики речи каждого подростка. Поэтому ниже приводится сводная таблица (табл. 2) на всех близнецов, показывающая сумму пауз перед словами, длительность произнесения всех слов, общую длительность чтения и ее разницу в каждой паре близнецов.

ТАБЛИЦА 2

Испытуемые	1-я запись				2-я запись				3-я запись				
	паузы перед словами (в сек.)	длительность произнесения слов (в сек.)	всего (в сек.)		паузы перед словами (в сек.)	длительность произнесения слов (в сек.)	всего (в сек.)		паузы перед словами (в сек.)	длительность произнесения слов (в сек.)	всего (в сек.)		
Оксана Г.	0,6	2,81	6,70	1,85	0,88	6,49	7,37	0,28	0,87	6,59	7,46	0,06	
Натана Г.		1,03	6,63		7,66	1,05	6,60		7,65	0,68	6,72		7,40
Толя С.		0,81	7,32	8,13	2,82	0,73	6,91	7,64	1,12	0,82	6,54		7,36
Коля С.		2,15	8,80	10,95		1,13	8,13	9,26		0,95	6,67		7,62
Натана Б.		0,78	5,93	6,71	0,51	1,19	6,46	7,65	0,03				
Эмма Б.	0,92	6,30	7,22	0,94		6,68	7,62						
Лена III.	0,6	1,66	7,14	0,50	1,34	7,13	8,47	0,50					
Тамара III.		1,23	7,07		8,30	1,46	7,51						8,97

Из таблицы следует, что у всех однояйцевых близнецов внутрипарная разница длительности чтения трех фаз при второй записи меньше, чем при первой, и при третьей записи меньше, чем при второй записи. У разнояйцевых близнецов, напротив, внутрипарная разница чтения текста при второй записи осталась такой же, как и при первой, — 0.50 сек.

Что касается силы произношения отдельных слов, то у большинства близнецов она была в пределах между 51—83 дб. Ввиду того что эти данные о пределах колебаний силы ударных слогов не позволили выявить внутрипарные различия у близнецов, было произведено сравнение силы произношения каждого слова у всех близнецов при второй записи. Суммар-

ная внутрипарная разница силы произношения всего текста оказалась равной у трех пар ОБ 4.5, 32.0 и 34.0 дБ; у разнояйцевых близнецов эта разница составила только 8.0 дБ.

Таким образом, у двух пар ОБ разница силы произнесения всего текста была значительно больше, чем у РБ, и только у одной пары ОБ — меньше, чем у РБ. Конечно, эти данные не позволяют еще сделать какого-либо обобщающего вывода. Для того чтобы решить вопрос о внутрипарном различии силы звуков речи у близнецов, необходимо собрать материал, достаточный для статистической обработки.

Осциллограммы и их анализ дают возможность судить об изменении интонаций во время чтения близнецами тех же фраз текста. Имеющиеся пока данные позволяют сказать, что интонации при чтении тех же мест текста у ОБ одной и той же пары могут быть заметно различны. Уточнить эту сторону вопроса можно будет только при наличии большего материала.

Переходим к краткому описанию данных, полученных при записи скороговорок. Всем близнецам было предложено произнести с наибольшей скоростью, но не сокращая слова, следующую скороговорку: «От топота копыт пыль по полю летит». Сравнить скорость произнесения этой скороговорки разными парами близнецов можно по табл. 3, в которой сведены результаты трехкратного произнесения этой скороговорки во второй день записи.

Мы видим, что внутрипарная разница скорости произнесения скороговорки у РБ дважды была больше, чем у ОБ, однако при третьем произнесении скороговорки разница у РБ была меньше, чем у трех пар ОБ.

ТАБЛИЦА 3

Испытуемые		Длительность произнесения скороговорок (в сек.)					
		1-й раз	разница	2-й раз	разница	3-й раз	разница
Оксана Г.	ОБ	2.12	0.03	1.84	0.20	1.87	0.13
Наталья Г.		2.15		2.04		2.00	
Толя С.	ОБ	1.97	0.19	1.88	0.18	1.85	0.12
Роза С.		1.78		1.70		1.97	
Наталья Б.	ОБ	2.02	0.12	1.61	0.23	2.04	0.21
Эмма Б.		1.90		1.38		1.83	
Лена III.	РБ	1.95	0.50	1.62	0.57	1.82	0.03
Тамара III.		2.45		2.19		1.85	

Приведенные здесь предварительные данные, характеризующие некоторые особенности физиологии речи близнецов, не дают оснований установить большую внутрипарную разницу между РБ по сравнению с ОБ.

Полагая, что ОБ внутрипарно наследственно одинаковы, а РБ — не одинаковы, мы, однако, в данном случае не видим большого сходства ОБ по тому, что в процессе развития под влиянием условий среды произошли значительные изменения индивидуальных свойств нервной системы каждого из ОБ, чем и вызваны внутрипарные различия у них. Разумеется, это еще не значит, что при дальнейшем изучении вопроса какие-нибудь стороны речевой деятельности не скажутся у ОБ внутрипарно несколько более похожими, чем у РБ.

Полученные нами данные относительно речи у близнецов до известной степени соответствуют результатам изучения условных рефлексов у близнецов секреторно-двигательным методом: было показано, что в отношении некоторых условных реакций внутрипарная разница у ОБ может быть значительной (Канаев, 1936). Такие различия были установлены и у одной из пар близнецов, участвовавших в настоящем исследовании, — у Натании и Оксаны Г., подвергшихся длительному исследованию в возрасте около 10 лет (Канаев, 1954). При общем типовом сходстве — преобладании процесса возбуждения над тормозным процессом — эти близнецы имели несомненное внутрипарное различие, выражавшееся в том, что у Оксаны дифференцировочное торможение было приблизительно на 10% прочнее; также прочнее были условнорефлекторные связи второй сигнальной системы, и т. д. Таким образом, «склад высшей нервной деятельности» каждого из этих близнецов носил ясно выраженные индивидуальные особенности, вызванные, очевидно, особенностями условий жизни и развития каждого ребенка. Такая сложная условнорефлекторная деятельность, как речь, неизбежно должна иметь подобные различия, с которыми мы и встречаемся уже при первых попытках изучения физиологии речи у близнецов.

Новая методика записи звуков речи применяется нами и при патологии речи, в частности при изучении нарушений речи у логоневротиков (Алякринский, 1957). Запись осциллограмм позволяет устанавливать степень тяжести заикания и систематически изучать восстановление речи под действием логопедических приемов в процессе занятий по перевоспитанию речи, в данном случае занятий логопеда Е. Н. Хальфиной по специально разработанной ею методике (1958).

Не имея возможности подробно излагать сущность методики Е. Н. Хальфиной, мы остановимся только на первом ее приеме, так как поставили себе задачей проследить физиологическое влияние этого приема на речь логоневротиков. Первый прием повышает активную речевую деятельность заикающегося. Больному дается инструкция, по которой он должен произнести любой звук или назвать любое имя или город. Второй вариант этого приема состоит в том, что пациент должен назвать тот предмет, на который смотрит в данный момент логопед, или он должен описать словами какие-либо действия логопеда.

Методика нашей работы была следующая. Один и тот же текст, а именно три фразы из второй главы повести Пушкина «Капитанская дочка», мы просили прочесть пациентов до применения первого приема, который проводила Е. Н. Хальфина, а затем через 15—20 мин. после него. Таким образом была записана речь у 14 пациентов (рис. 4), а также их цифровые данные.

До занятия Марк Р. начал чтение через 8.40 сек. после слов «Пожалуйста, прочтите» и с трудом прочел три фразы за 45.37 сек. Из них на необходимое повторение букв и пауз между ними он потратил 26.57 сек., на паузы перед началом слов — 5.28 сек. и на произнесение слов — 13.52 сек.

При чтении трех фраз, состоящих из 18 слов, Марк Р. 10 раз заикался, повторяя чаще всего первые звуки слов. Наиболее длительная задержка имела место при повторении звука «м» — 5.96 сек.

После занятия с логопедом Марк Р. начал читать через 4.50 сек. после слов «Пожалуйста, прочтите», и его речь не имела ни одной заиканки. Те же три фразы были прочтены за 26.73 сек., т. е. на 18.64 сек. скорее, чем до занятия. На паузы перед началом слов он потратил 12.99 сек. вместо 5.28 сек. до занятия и на произнесение слов — 13.74 сек.

Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6

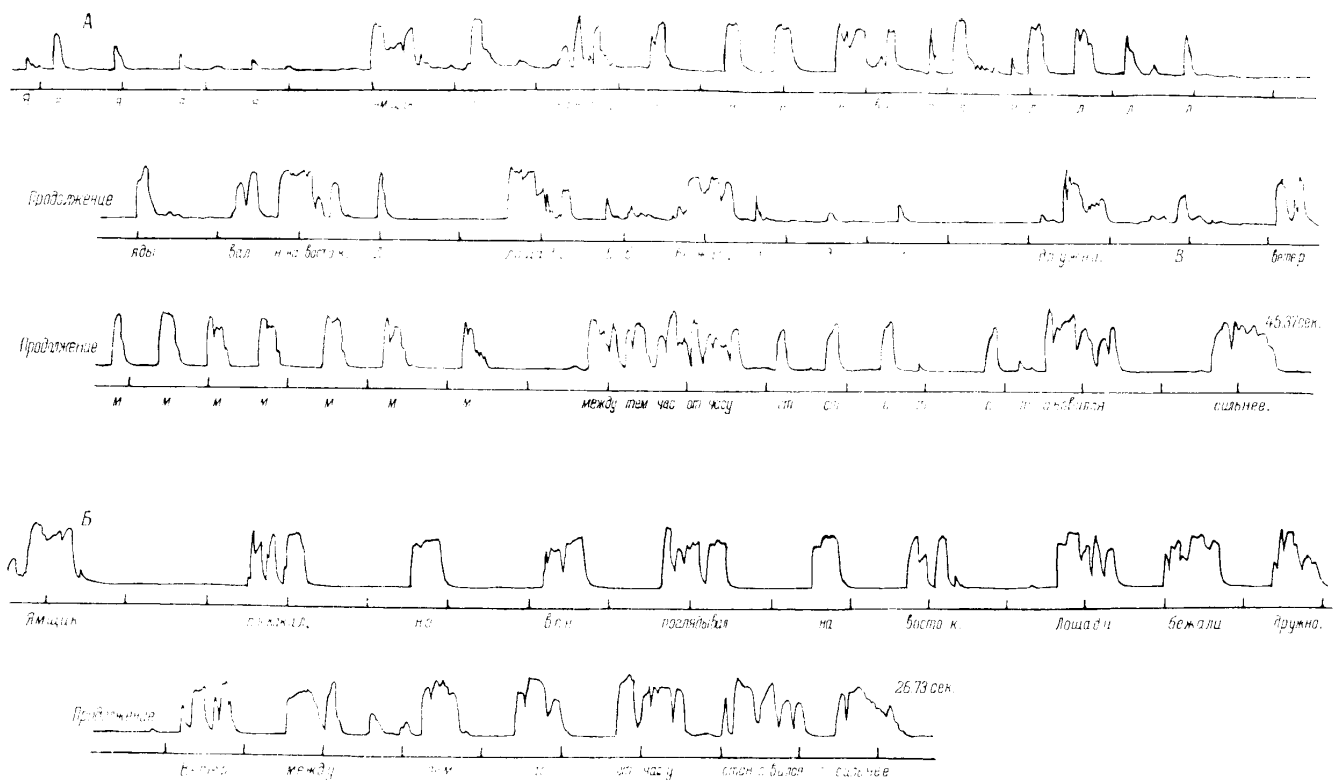


Рис. 4. Электроречетраграммы больного логоневрозом Марка Р., 16 лет, до (А) и после (Б) занятия с логопедом в тот же день.

Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6

При сравнении длительности произнесения каждого слова оказалось, что после занятия 14 слов (из 18) были произнесены за больший отрезок времени. Разница в длительности произнесения отдельных слов колебалась от 0,04 до 0,68 сек. Что касается силы произнесения слов, то после занятия она была больше на 5—22 дб.

Таким образом, после занятия с логопедом характер речи у Марка Р. заметно изменился: не имели места повторения отдельных звуков, увеличилась длительность междоусловных пауз, увеличилась длительность произнесения большинства слов, повысилась громкость ударных гласных, значительно укоротилось время произнесения всего текста.

Ниже приводится сводная таблица (табл. 4) с основными данными речи 14 пациентов до и после занятия с логопедом. Особого внимания заслуживает графа 4, показывающая, что у 12 пациентов после одного занятия речь значительно улучшилась: у 7 из них при чтении того же текста не было ни одной запинки, а у 5 — имели место единичные и кратко-

ТАБЛИЦА 4

Исследуемый	Условия занятия (до и после занятия с логопедом)	Время прочтения трех фраз (в сек.)	Длительность повторения звуков и пауз между ними (в сек.)	Сила повторения звуков (в дб)	Сумма пауз перед началом слов (в сек.)	Время произнесения слов (в сек.)	Сила произнесения ударных слогов (в дб)
Марк Р., 16 лет.	До	45,37	26,57	70—46	5,28	13,52	57—73
	После . . .	26,73	—	—	12,99	13,74	40—80
Прима К., 15 лет.	До	100,76	43,00	54—47	42,20	15,56	54—58
	После . . .	54,88	0,70	58—60	38,70	15,48	52—60
Виталий К., 17 лет.	До	68,54	1,56	66	57,24	10,06	67—80
	После . . .	14,51	—	—	4,39	10,12	61—73
Людия А., 26 лет.	До	29,10	14,16	51—64	4,08	11,54	66—76
	После . . .	16,42	0,28	54—54	5,92	10,22	64—75
Волгина М., 28 лет.	До	23,25	5,03	51—75	3,45	16,14	64—80
	После . . .	13,12	—	—	2,10	11,02	57—73
Алиса С., 16 лет.	До	24,10	4,20	43—47	11,51	10,22	67—82
	После . . .	23,03	1,10	43—45	9,10	12,83	62—75
Ефим М., 23 г.	До	19,12	1,22	51—57	3,72	14,74	61—73
	После . . .	24,12	—	—	6,78	17,34	57—68
Нелли Б., 14 лет.	До	18,76	4,32	52—75	4,90	9,45	65—79
	После . . .	22,22	—	—	8,65	13,57	57—75
Вера М., 15 лет.	До	16,52	2,58	55—69	5,03	8,91	67—82
	После . . .	21,06	—	—	9,97	11,09	66—78
Нина П., 17 лет.	До	14,24	1,15	58	1,79	12,30	59—73
	После . . .	23,94	—	—	6,84	17,10	60—71
Валерий Ш., 8 лет.	До	28,86	1,71	48—69	14,70	12,45	62—78
	После . . .	29,70	0,37	43	11,59	17,74	61—76
Борис П., 19 лет.	До	26,04	3,62	46—48	7,17	15,25	55—71
	После . . .	39,04	1,41	45—54	20,37	17,26	47—57
Аида Г., 17 лет.	До	15,10	—	—	4,30	10,80	67—78
	После . . .	20,82	—	—	5,23	15,59	67—80
Алевтина С., 18 лет.	До	16,80	—	—	2,80	14,00	54—67
	После . . .	19,62	1,11	54—61	6,98	12,43	55—66

временные задержки, тогда как до занятия на повторение звуков у этих пациентов уходило до 26—43 сек., у 6 пациентов время прочтения трех фраз после занятия было меньше на 1.07—45.88 сек., у 8 — больше на 0.84—13.00 сек. Паузы перед словами после занятия были больше у 9 пациентов; длительность произнесения слов была больше у 10; сила произнесения ударных слогов была несколько меньше у 11 пациентов.

Таким образом, после логопедического занятия у большинства пациентов исчезают или резко сокращаются повторения и задержки, увеличиваются межсловарные паузы и длительность произнесения слов, незначительно ослабевает сила их произнесения. Речь приобретает более спокойный характер, однако по скорости отстает от нормальной речи. В совместной работе с М. П. Ашмутайт мы провели запись этого же текста у 80 учеников 5—6-х классов. Время прочтения трех фраз у большинства подростков колебалось от 7.0 до 10.0 сек.; у наших пациентов чтение того же текста после занятия занимало от 13.21 до 54.88 сек. (при тяжелой форме заикания), а чаще от 19.62 до 23.94 сек. (Алякринский и Ашмутайт, 1957).

Что касается физиологического механизма действия первого приема, то предполагается, что повышение активной речевой деятельности заикающегося путем предложения произнести любой звук или назвать любое имя или город затормаживает патологический очаг доминантного возбуждения и создает возможность правильного произнесения отдельных слов и фраз (Красногорский, 1956).

Записи осциллограмм речи дают возможность наблюдать не только эффект однократного применения первого приема, но и объективно оценивать результаты применения всех приемов новой методики Е. Н. Хальфиной на протяжении логопедического курса.

ТАБЛИЦА 5

Испытуемый	Дата	Условия, предшествовавшие занятию речи	Время прочтения трех фраз (в сек.)	Длительность повторения звуков и пауз между ними (в сек.)	Сила повторения звуков (в дБ)	Сумма пауз перед началом слов (в сек.)	Время произнесения слов (в сек.)	Сила произнесения ударных слогов (в дБ)
Марк Р., 16 лет.	18 X 1955	До первого занятия.	45.37	26.57	70—46	5.28	13.52	57—73
	7 XII 1955	После 15 занятий.	14.37	—	—	3.64	10.73	63—76
	26 I 1956	После 22 занятий.	20.28	—	—	7.42	12.86	55—76
	14 XI 1956	Через 20 дней после паратифа.	24.76	—	—	11.17	13.59	59—75
	10 IV 1957	После перерыва в 4 мес.	23.40	—	—	9.15	14.25	55—78
Ирина К., 15 лет.	24 X 1956	До первого занятия.	100.76	43.00	57—47	42.20	15.56	54—58
	22 III 1956	После 29 занятий.	30.70	—	—	13.90	16.80	58—67
	25 VI 1956	После 45 занятий.	24.96	—	—	8.73	16.23	65—79

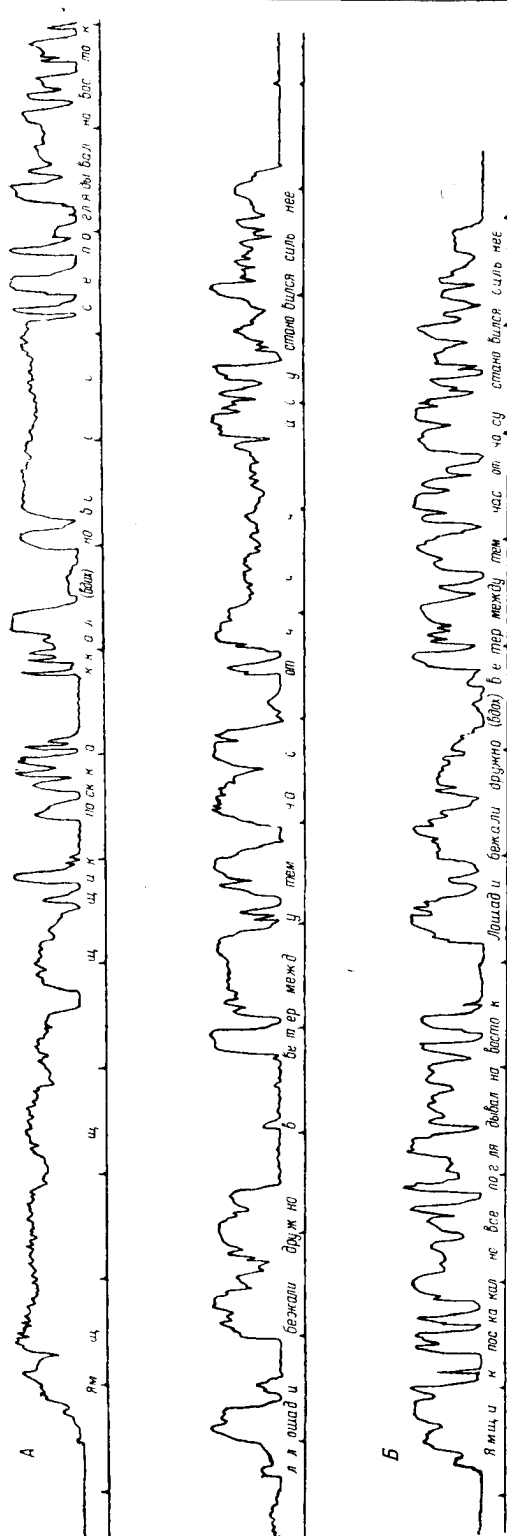


Рис. 5. Электроречеграммы больного логоневрозом К. Чайкова, 23 лет, до (А) и через 50 мин. (Б) после приема 0.1 г хлоракона.

Для иллюстрации приведем основные данные, полученные через длительные промежутки времени у двух больных с тяжелой тонической формой заикания (табл. 5). В дни записи логопедические приемы применялись после проведения записей, чтобы исключить нормализующее влияние этих занятий на речь логоневротиков.

У Марка Р., 16 лет, при посещении лаборатории после 15 и 22 занятий не наблюдалось запинок во время чтения знакомого текста. Его речь не имела задержек через 20 дней после перенесенного паратифа, а также после 4-месячного перерыва в занятиях.

Записи речи Ирины К., 15 лет, показали, что по мере проведения логопедического курса исчезли задержки и повторения, укоротилось время прочтения трех фраз за счет уменьшения межсловарных пауз, а также значительно повысилась громкость речи.

Таким образом, логопедический курс, проводимый Е. Н. Хальфиной, безусловно дает положительные результаты. Разумеется, величина терапевтического эффекта и его стойкость зависят от тяжести заикания, а также от всего комплекса оздоровительных мероприятий, проведение которого необходимо наряду с логопедическими занятиями.

Кроме того, записи осциллограмм речи помогают находить наиболее

эффективные фармакологические вещества и их дозировки при медикаментозном лечении нарушений речи при заикании. В совместной работе с проф. М. И. Пальчевской мы записали осциллограммы речи больного логоневрозом К. Чайкова до и через 50 мин. после приема 0.1 г хлоракона (рис. 5). До приема лекарства больной с большим трудом прочел три фразы за 26.8 сек. при силе ударных гласных 49—67 дб. После приема хлоракона эти же фразы были прочитаны без одной записки за 11.92 сек. при силе ударных гласных 55—72 дб. В этом случае логопедические приемы применены не были, и поэтому эффект нормализации речи целиком обусловлен действием правильно подобранного фармакологического вещества.

Вышеприведенные материалы позволяют заключить, что анализ осциллограмм речи при заикании дает ценные дополнения к клиническим и другим лабораторным данным.

ЛИТЕРАТУРА

- А л я к р и н с к и й В. В., Совещ. по вопр. физиол. и патол. речевой деятельности, Тез. докл., Л., 1955.
 А л я к р и н с к и й В. В., Тез. докл. конфер. по речевым расстройствам, М., 1957.
 А л я к р и н с к и й В. В. и М. П. А ш м у т а й т, Научн. конфер. по вопросам совместн. деят. первой и второй сигн. систем в норме и патологии. Тез., М., 1957.
 К а н а е в И. И., Арх. биол. наук, т. XLVIV, в. 1, 1936.
 К а н а е в И. И., Природа, № 4, 1954.
 К р а с н о г о р с к и й Н. И., Тр. по изуч. высш. нервн. деят. человека и животных, т. I, Медгиз, М., 1954.
 К р а с н о г о р с к и й Н. И., Журн. высш. нервн. деят., т. VI, в. 4, 1956.
 Л у р и я А. Р. и Ф. Я. Ю д о в и ч. Речь и развитие психических процессов у ребенка. Экспериментальное исследование. Изд. АПН РСФСР, М., 1956.
 Х а л ь ф и н а Е. Н., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII, 1958.
 Щ е р б а Л. В., сб. «XLV» академику Н. Я. Марру», М.—Л., 1935.
 B r a u n s L., Ztschr. f. Kinderforsch., Bd. 43, 1934.
 B r o d n i t z F., Journ. Speech a. Hearing Disord., v. 16, 1951.
 G e d d a L., A. B i a n c h i e L. B i a n c h i, Acta genet. medic. et gemellol., v. IV, № 2, 1955.
 G o t t s c h i c k J., Arch. f. ges. Psychol., Bd. 103, 1939.
 L u c h s i n g e r R., Acta genet. medic. et gemellol., v. II, № 1, 1953.
 S e e m a n M., Arch. f. Sprach. u. Stimmenheilkunde, Bd. I, 1937.
 S m i t h G. Psychological studies in twin differences. Lund, 1949.
 S t r a y e r L. G., Genet. psychol. monographs, v. VIII, № 3, 1930.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
БИОЛОГИЧЕСКОГО ЗВУКОВОГО АНАЛИЗАТОРА И НАШИ ЗАДАЧИ**

Г. В. ГЕРШУНИ

(Лаборатория физиологии слухового анализатора.
Заведующий — Г. В. Гершуни)

В течение последних двух десятилетий в исследовании процессов различения звуков были использованы новые методы изучения и получены на их основе новые факты, существенные для понимания деятельности того прибора, который мы обозначаем теперь как биологический звуковой анализатор.

Первый метод исследования, на котором я хотел бы остановиться — это метод условных рефлексов, систематическое применение которого для количественной характеристики слуха человека насчитывает не более полутора десятка лет. Исследование при помощи метода условных рефлексов деятельности зрительного анализатора человека было начато в 30-х годах работами А. О. Долина (1936), А. И. Богословского (1936), К. Х. Кекчеева (Кекчеев и Матюшенко, 1936). Изучение слуха человека при помощи систематического использования метода условных рефлексов было начато нашим коллективом пятнадцать лет тому назад.

В настоящий момент я хотел бы обратить внимание на факты, которые были получены коллективом нашей лаборатории за последние пять лет и суммированы в докладе, зачитанном на Международном акустическом конгрессе (Гершуни, 1957а), и в вышедшей недавно обзорной статье (Гершуни, 1957б).

Эти факты показывают, что при помощи разного рода условных реакций, которые могут быть разбиты на несколько основных групп, у человека возможно определение таких основных количественных критериев функции слухового прибора, как абсолютная чувствительность и дифференциальная чувствительность для частоты и интенсивности.

Эти результаты, помимо их практического значения для исследования слуха в различных условиях патологии и в детском возрасте, определили возможность количественного изучения одной весьма важной стороны функционирования анализаторных приборов в целом организме, которая еще до недавнего времени не могла быть достаточно изучена. Речь идет о происходящих резких изменениях основных параметров анализаторных приборов (абсолютной и дифференциальной чувствительности) при различном состоянии высшей нервной деятельности человека. То, что такие изменения должны существовать, было очевидным уже давно, но каковы количественные характеристики этой переменной измерительных свойств анализаторных приборов в целом орга-

низме, не было установлено. Не останавливаясь на фактах резкого изменения пороговой чувствительности звукового анализатора в процессе приобретения раздражителем значения условного сигнала, которые были описаны в ряде опубликованных работ лаборатории (Марусева и Чистович, 1954; Гершуни, 1957б), обращу внимание на полученные нами факты резкого изменения другого важнейшего параметра звукового анализатора — его частотной избирательности.

Были использованы два показателя частотной избирательности: дифференциальные пороги по частоте и частотная характеристика адаптационного эффекта. При этом было обнаружено, что при развитии внешнего торможения частотная избирательность звукового анализатора претерпевала быстро развивающееся во времени резкое падение.

Подобные изменения частотной избирательности и чувствительности анализатора, характеризующиеся чрезвычайно быстрым развитием, были обозначены как срочные изменения.

Иной характер изменений измерительных свойств анализаторного прибора, наблюдаемых в условиях деятельности целого организма, особенно отчетливо может быть продемонстрирован при использовании нового приема оценки деятельности звукового анализатора по количеству воспринятой информации. Этот прием, описание которого можно найти в ряде работ (Garner a. Nake, 1951; Гершуни, 1957в, и др.), характеризует общее количество воспринятой информации за определенный промежуток времени при действии звуковых (и других) сигналов, более сложных, чем применяемые обычно при исследовании чувствительности. Количество воспринятой информации выражает некоторую суммарную характеристику осуществляемой анализатором деятельности при различении целой совокупности сигналов.

Если исследовать количество информации, воспринятой звуковым анализатором человека при действии определенной системы звуковых сигналов в течение длительного промежутка времени, как это осуществлялось в опытах А. А. Сагала, то можно обнаружить закономерное возрастание воспринятой информации, достигающее через некоторое число опытных дней максимума. Это явление возрастания воспринятой анализатором информации по мере возрастания числа опытных дней обладает всеми особенностями, которые характерны для процесса выработки и упрочения условных связей.

В качестве примера подобного же рода изменений могли бы быть использованы и другие показатели, в частности хорошо известное возрастание дифференциальной чувствительности по частоте в процессе тренировки (Теплов и Борисова, 1957).

Подобного рода изменения характеристики измерительной деятельности анализаторов можно было бы обозначать как вырабатываемые изменения; эти изменения теснейшим образом связаны с процессом выработки условных связей. Срочные же изменения, как можно думать, связаны с осуществлением комплекса установочно-ориентировочных реакций. Последнего рода изменения характеристик анализаторного прибора можно наблюдать особенно отчетливо в условиях перемежающегося влияния какой-либо посторонней деятельности, вызывающей внешнее торможение в исследуемом анализаторном приборе, одним из выражений которого является полное подавление установочно-ориентировочных реакций. В этих условиях отчетливо наблюдаются переходы от «обострения» характеристик анализатора к «огрублению», и от «огрубления» к «обострению».

Оба типа изменений характеристик анализатора «срочные» и «вырабатываемые» — хотя в основе их, как можно думать, лежат отличные нервные механизмы — в условиях нормальной деятельности организма весьма часто действуют одновременно, чем обеспечиваются наиболее выгодные условия обострения характеристик анализатора в малые промежутки времени. Однако в других условиях, особенно наблюдаемых в патологии, удается констатировать полное расхождение этих разных типов регуляций. Так, особенно отчетливо мы могли наблюдать подобное расхождение при исследовании случая истерической глухоты (Авакян, Гершуни и Ратенберг, 1957), в котором явления срочной регуляции полностью отсутствовали, при сохранении в определенном объекте вырабатываемых изменений.

Следует указать, что срочные изменения характеристик анализатора, очевидно, связаны с той группой явлений, которые практика обозначает как внимание, а вырабатываемые изменения — с явлениями, обозначаемыми как тренировка.

Необходимо также указать, что количественное изучение создаваемой в различных условиях переменности характеристик анализатора является до настоящего времени совершенно недостаточным. Не все случаи наблюдаемых изменений характеристик могут быть отнесены к рубрикам «срочных» и «вырабатываемых» изменений. Однако те типы изменений характеристик анализаторного прибора, которые были обозначены таким образом, представляют собой выражение некоторых основных типов регуляции деятельности анализаторов, наблюдаемых в процессе динамики высшей нервной деятельности.

Каковы возможные пути исследования механизмов этих регуляторных изменений? Попытка ответа на этот вопрос может быть осуществлена, исходя из оценки результатов изучения деятельности звукового анализатора, которые достигнуты за последние полтора десятка лет при использовании новых микрометодических и электрофизиологических приемов исследования.

Для этой цели следует, во-первых, остановиться на фактах прямого микрометодического исследования механики улитки, полученных Бекеш (Békésy, 1955, 1956). Остроумные и тонкие опыты, в которых удавалось непосредственно наблюдать за колебаниями сред улитки и измерять механические свойства разных ее участков, привели этого исследователя к заключению, что улитка как механический анализатор не может сама по себе осуществлять ту степень анализа частоты звуков, которую фактически осуществляет слуховой прибор в целом. Заключение, которое естественно делает Бекеш, состоит в том, что ухо отнюдь не является чистым механическим анализатором, а прибором, в котором часть анализаторной работы должна осуществлять нервная система, обостряя его показания.

Уже давно, почти пятьдесят лет тому назад, И. П. Павлов (1910) сформулировал взгляды об участии разных отделов нервной системы, и в первую очередь высшего его отдела — коры мозга, в обострении анализа внешнего сигнала, начатого на периферии. В развитии тормозного процесса, резко сужающего зону распространения возбуждения, И. П. Павлов видел один из важнейших механизмов, обостряющих деятельность анализаторного прибора. В своих объяснениях процесса обострения анализа частоты звука Бекеш также придает наибольшее значение развитию тормозных явлений, хотя локализует их без достаточных на то оснований исключительно в нижележащих отделах нервной системы. Эти объясне-

ния основаны на пространственном принципе. Действительно, обострение анализа здесь связано с предполагаемым функциональным сужением зоны возбуждения.

Другой механизм обострения анализа может основываться на возникновении в нервной системе различных форм временных отличий, как например изменений группировок разрядов во времени в отдельных элементах, сдвигов во времени прихода возбуждения в одних нервных элементах по сравнению с другими и т. д. Попытка использования некоторых из этих временных отношений для объяснения обострения анализа частоты звуков была недавно сделана Ликлидером (Licklider, 1956).

Вопрос о возможных механизмах обострения (и «огрубления») анализа внешнего сигнала в нервной системе весьма сложен, и подход к его исследованию не может быть односторонним. Несомненно полезным является, с этой точки зрения, рассмотрение общего вопроса о принципах максимального извлечения информации, содержащейся в передаваемом сигнале (Кожевников, 1957).

В настоящем сообщении я хотел, однако, обратить внимание еще на следующую сторону дела. Во всех тех случаях, при которых происходит изменение характеристик анализаторного прибора в результате выработки новых отношений организма к внешнему сигналу (т. е. новых условных связей), процесс, лежащий в основе явления, нельзя оценивать только с точки зрения той конфигурации возбуждения и торможения в центральной нервной системе, которая возникает при действии наличного сигнала. Действительно, в результате действия предшествующих условных раздражителей в центральной нервной системе возникает некоторый длительный следовой процесс. Эффект, вызываемый отдельным условным раздражителем в каждый данный момент выработки, должен рассматриваться как результат определенного взаимодействия нервного процесса, вызываемого этим отдельным раздражителем, с тем процессом, который образовался в центральной нервной системе в результате многократного действия предшествующих условных сигналов. Таким образом, в центральной нервной системе в этих условиях возникает новый по типу механизм различения, точнее, отбора свойств внешних сигналов, выражающийся во взаимодействии некоторого, ставшего «эталонным», следового процесса с наличным раздражителем. Моделью подобного процесса служит уже не простое анализаторное устройство, а сохраняющее (компараторное) устройство.

Из всего изложенного следует, что во всех отделах анализаторного прибора, начиная от первого нейрона слухового пути и кончая корой мозга, должны протекать процессы, хотя и не однозначные, но существенные для обострения анализа звуковых сигналов.

В какой мере осуществимо прямое исследование этих процессов в различных отделах слуховой системы в целом организме? Для попытки ответа на этот вопрос следует обратиться к фактам электрофизиологического исследования.

В электрофизиологических исследованиях слуховой системы за последние десять лет использовалась методика отведения электрических потенциалов как от отдельных нервных элементов первого и последующих нейронов (Calambos, 1952; Tasaki, 1954), так и от более крупных нервных объединений, в частности проекционных областей коры полушарий (Tunturi, 1950) при действии звуков различной частоты и формы. Прежде всего в этих опытах обнаруживается возможность разделения эффектов разных частот по пространственному принципу.

Представленные факты свидетельствуют о том, что методы электрофизиологического исследования принципиально могли бы дать возможность характеризовать в определенной степени остроту анализа частоты звука в разных отделах анализаторного прибора. Однако до сих пор все указанные исследования были проведены в условиях острого опыта и наркоза, в которых естественно количественные характеристики анализаторной деятельности и влияющих на нее регулирующих механизмов должны быть резко нарушены.

Следует указать еще на одну группу фактов, полученных в последнее время, значение которых для исследования регуляции деятельности анализаторного прибора в целом организме весьма существенно. Речь идет о влияниях на функцию рецепторных приборов возбуждения центробежных путей, идущих к глазу, уху, рецепторно-мышечному и обонятельному аппаратам (Granit, 1955a, 1955b; Kerr a. Hagbarth, 1955; Galambos, 1956).

Вопрос о существовании определенных центробежных систем, используемых центральной нервной системой для регуляции функции различных звеньев анализаторного прибора, не нов для отечественной физиологии. Так, еще в 30-х годах Л. А. Орбели (1934) приводились факты, свидетельствующие о существовании адаптационно-трофических влияний, регулирующих деятельность рецепторных приборов через симпатическую систему.

Факты, полученные Гранитом, Галамбосом, Хагбартом, Керром и другими, говорят о мощных влияниях, специфических для данного рецепторного аппарата центробежных волокон, связанных в своих центральных отделах с ретикулярной формацией.

Степень этих влияний чрезвычайно значительна, как можно видеть, например, из работы Галамбоса, в которой приводятся данные о действии раздражения центробежных волокон оливокохлеарного пучка на разряды волокон слухового нерва (Galambos, 1956).

Необходимо подчеркнуть, что полученные данные показывают весьма резкое угнетающее действие наркоза на деятельность тех отделов осевой части среднего мозга (ретикулярная формация), раздражение которых вызывает возбуждение системы центробежных волокон (Granit, 1955b).

Естественно, для того чтобы продвинуться вперед в исследовании механизмов сложнейшей деятельности биологического анализаторного прибора в целом организме, возникает необходимость создания таких методов исследования, которые давали бы возможность количественно характеризовать деятельность отдельных звеньев анализаторного прибора, начиная от рецепторной его части, в условиях естественной, ненарушенной нервной деятельности животного. Именно создание такого метода дало бы возможность более детально выяснить роль различных звеньев анализаторного прибора в процессе различения внешнего сигнала и те механизмы, при помощи которых в различных условиях высшей нервной деятельности осуществляется регуляция этого процесса. На пути осуществления такого исследования стоят очень большие, но все же преодолимые трудности.

Одна из наибольших по своей трудности задач состоит в разработке приемов, которые давали бы возможность исследовать анализаторную деятельность периферического слухового прибора — улитки в условиях хронического эксперимента.

Определенные успехи в преодолении этой трудной задачи достигнуты лабораторией в работе Е. А. Радионовой.

Так, Е. А. Радионовой (1957) удалось получить количественную харак-

теристику определенных проявлений анализаторной работы первого нейрона слухового пути у бодрствующего животного.

Следующая задача, к которой мы сейчас приступаем, состоит в разработке в условиях хронического эксперимента методов исследования анализаторной работы таких отделов слуховой системы, как четверохолмие, внутреннее колпчатое тело и слуховые отделы коры больших полушарий головного мозга.

Имеющиеся в литературе данные о методиках отведения электрических потенциалов от различных отделов мозга животного в условиях хронического эксперимента (Коган, 1936, 1952, и др.; см. обзор литературы у Ройтбака, 1956) свидетельствуют о полной осуществимости этой задачи.

Трудности задачи определяются, однако, не только методикой отведения, но и необходимостью разработки соответствующих для деятельности каждого отдела количественных индикаторов анализаторной работы.

Таким образом, мы надеемся получить экспериментальные возможности наблюдать за электрическими проявлениями деятельности всех отделов звукового анализатора у животного в процессе осуществления условно-рефлекторной деятельности. Это должно будет позволить получить более прямые данные о тех регуляторных механизмах, которые определяют «обострение» и «огрубление» характеристик анализатора соответственно текущим условиям деятельности целого организма.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян Р. В., Г. В. Гершуни и М. А. Ратенберг, Журн. высш. нервн. деят., т. VII, в. 3, 1957.
 Богословский А. И., Физиол. журн. СССР, т. XX, в. 6, 1936.
 (Гершуни Г. В.) G. V. Gersuni, Journ. acoust. soc. Amer., v. 29, № 1, 1957a.
 Гершуни Г. В., Журн. высш. нервн. деят., т. VII, в. 1, 1957б.
 Гершуни Г. В., Физиол. журн. СССР, т. XLIII, № 11, 1957в.
 Долин А. О., Арх. биол. наук, т. XLII, в. 1—2, 1936.
 Кекчеев К. Х. и О. А. Матюшенко, Бюлл. exper. биол. и медиц., т. II, в. 5, 1936.
 Коган А. Б. О применении электроэнцефалографии в исследовании подкорковой области. Азово-Черноморское краевое изд., Ростов н/Д., 1936.
 Коган А. Б. Методика хронического вживления электродов для отведения потенциалов и раздражения мозга. Изд. АН СССР, М., 1952.
 Кожевников В. А., Физиол. журн. СССР, т. XLIII, № 10, 1957.
 Марусева А. М. и Л. А. Чистович, Журн. высш. нервн. деят., т. IV, в. 4, 1954.
 Орбели Л. А., Физиол. журн. СССР, т. XVII, № 6, 1934.
 Павлов И. П. (1910), Полн. собр. соч., т. III, кн. 1, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.
 Радионова Е. А., Конфер. по вопр. электрофизиол. центр. нервн. сист., Тез. докл., Л., 1957.
 Ройтбак А. И., Тр. Инст. физиол. им. И. С. Бериташвили АН ГрузССР, т. X, Изд. АН ГрузССР, Тбилиси, 1956.
 Теплов Б. М. и М. Н. Борисова, Вопр. психологии, № 1, 1957.
 Békésy G., Journ. acoust. soc. Amer., v. 27, № 1, 1955.
 Békésy G., Science, v. 123, № 3201, 1956.
 Galambos R., Journ. Neurophysiol., v. XV, № 5, 1952.
 Galambos R., Journ. Neurophysiol., v. XIX, № 5, 1956.
 Garner W. R. and H. W. Hake, Psychol. review, v. 58, № 6, 1951.
 Granit R. Receptors and sensory preception. New Haven, London, 1955a.
 Granit R., Journ. Neurophysiol., v. XVIII, № 4, 1955b.
 Kerr D. I. B. and K.-E. Hagbarth, Journ. Neurophysiol., vol. XVIII, № 4, 1955.
 Licklider I. C. K., сб. «Information Theory», London, 1956.
 Tasaki I., Journ. Neurophysiol., v. XVII, № 2, 1954.
 Tunturi A. R., Amer. Journ. Physiol., v. 162, № 3, 1950.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗМЕНЕНИЯ КРОВЯНОГО ДАВЛЕНИЯ У СОБАК В ОПЫТАХ
С УСЛОВНЫМИ ПИЩЕВЫМИ РЕФЛЕКСАМИ НА ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ
ТОК**

Л. К. ДАНИЛОВА

(Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Ф. П. Майоров)

В настоящее время накоплен большой клинический и экспериментальный материал, который убедительно показал роль нарушений высшей нервной деятельности в патогенезе гипертонической болезни. Работы А. Я. Ярошевского (1952, 1953, 1954), А. Б. Страхова (1951), А. Н. Советова (1952), Н. Н. Горева (1955), А. В. Напалкова (1952, 1953а, 1953б), Е. К. Приходьковой (1946, 1949, 1953, 1955), С. Н. Брайнса (1953), В. И. Скорика (1956), Г. О. Магакяна (1953, 1956) и других доказали возможность получения длительных сдвигов уровня кровяного давления у животных при нарушении взаимодействия нервных процессов. Данные этих исследователей экспериментально подтвердили нейрогенную теорию гипертонической болезни, выдвинутую Г. Ф. Лангом (1950).

В настоящей работе изучался уровень кровяного давления у собак при переключении безусловной оборонительной реакции на условную пищевую реакцию в норме и на фоне функциональных нарушений высшей нервной деятельности. Интерес к этому вопросу возник потому, что вазомоторные реакции являются одним из компонентов общей оборонительной реакции, а этому фактору в вопросе происхождения гипертонии придается определенное значение (Ланг, 1950; Мясников, 1951, 1954, и др.).

Методика

Работа проводилась на двух молодых собаках (одного помета) сильного уравновешенного и подвижного типа по методике секреторных условных рефлексов. Регистрация слюнной секреции велась по шкале Ганике—Купалова (1 деление=0.01 мл). Кровяное давление измерялось слуховым методом Короткова в бедренной артерии до и после опыта в камере для изучения условных рефлексов не менее 3 раз, с интервалами в 1.5—2 мин. Перед исследованием животные находились в покое в течение 15 мин. Во время измерения давления собаки лежали с расслабленной мускулатурой. Периодически давление регистрировалось в других помещениях, не связанных с проведением эксперимента, и в виварии.

Данные, полученные аускультативным методом, систематически контролировались записью давления с помощью артериального осциллографа системы завода «Красногвардеец».

Результаты исследования

К изучению уровня артериального давления мы приступили после того, как у собак была выработана система пищевых условных рефлексов на следующие раздражители: звонок (57 дБ), свет (90 в, 40 вт), метроном

120 ударов в 1 мин. (53 дб), тон (71 дб), дифференцировочный метроном 60 ударов в 1 мин. (41 дб).

Необходимо отметить, что в первый период измерения давления (около 2 мес.) наблюдалось значительное его колебание. По мере повторения процедуры эти колебания исчезли и давление установилось на определенном уровне. Так, максимальное давление не превышало 150 мм рт. ст., минимальное колебалось в пределах 70—90 мм.

В процессе работы мы специально выяснили, какое влияние на кровяное давление оказывает проведение опыта, еда мясо-сухарного порошка. Контрольные опыты показали, что пребывание собаки в камере в течение того времени, которое занимал опыт, а также еда не оказывали существенного влияния на кровяное давление: оно или вообще не изменялось, или повышалось на 5—10 мм рт. ст.

Проведение опыта в подавляющем большинстве случаев также не изменяло давления, только несколько раз после опыта давление было на 10—20 мм выше исходного.

Измерение давления в других помещениях при соблюдении обычных условий (тишина, отсутствие посторонних лиц) также существенно не отражалось на его величине.

Условный пищевой рефлекс на слабый индукционный ток (напряжение аккумулятора 4в), вызывающий лишь локальный подъем лапы, мы начали вырабатывать после того, как были выработаны и упрочены положительные и отрицательные условные рефлексы на другие раздражители, а кровяное давление установилось на определенном уровне (130—140/70—80 мм рт. ст.). Электроды располагались в области голени левой задней ноги собаки. Ток применялся один раз в опыте на 4-м месте в системе раздражителей. В первые дни выработки рефлекса ток действовал в течение 10 сек., из них в течение 1 сек. изолированно и 9 сек. совместно с едой мясо-сухарного порошка. Постепенно время изолированного действия тока увеличивалось до 20 сек. Таким образом, ток, как и все другие раздражители, действовал в течение 30 сек.

В настоящем сообщении мы остановимся лишь на результатах изучения кровяного давления. Динамика выработки условного пищевого рефлекса на ток, особенности его нарушения после сшибки нервных процессов сообщены нами ранее (Данилова, 1958а и 1958б).

С о б а к а Н а г а н. Введение в систему раздражителей электрического тока не отразилось у Нагана ни на кровяном давлении, ни на величине условных рефлексов. В течение всего периода выработки условного рефлекса на ток давление отличалось большим постоянством (рис. 1, I), но упрочить этот рефлекс при 20-секундном отставлении не удалось из-за летнего перерыва в работе.

После перерыва применение тока мы начали сразу с 20-секундного отставления. Это привело к появлению оборонительной реакции, и вслед за нею стали наблюдаться колебания давления, особенно после опыта (максимальное — до 190 мм, минимальное — до 120 мм). После исключения тока в первые дни до опыта кровяное давление было на обычном уровне, однако после опыта оно вновь повышалось. В последующие дни отмечалось значительное повышение давления (рис. 1, II), а также изменения в поведении собаки: вялость, поскуливание (и при измерении давления, и во время опыта), нежелание идти в камеру, сопротивление при подготовке к опыту. Со стороны условных рефлексов отмечались нарушения силовых отношений, частые фазовые гипнотические состояния.

Интересно отметить, что в этот период работы артериальное давление у собаки до опыта в других помещениях было нормальным. Например, 8 X 1954 в помещении для ожидания оно равнялось 140/90 мм, в комнате перед камерой — 145/95 мм, а в камере — 170/90 мм рт. ст. Однако в дальнейшем и в этих помещениях давление стало высоким. Так, 11 X 1954 до опыта в помещении для ожидания — 170/100 мм, в комнате — 160/100 мм, в камере — 180/100 мм, после опыта в камере — 190/100 мм рт. ст.

После перерыва (опыты не ставились в течение 11 дней) в первые два дня давление было низким (130/70, 140/85 мм), но как только был приме-

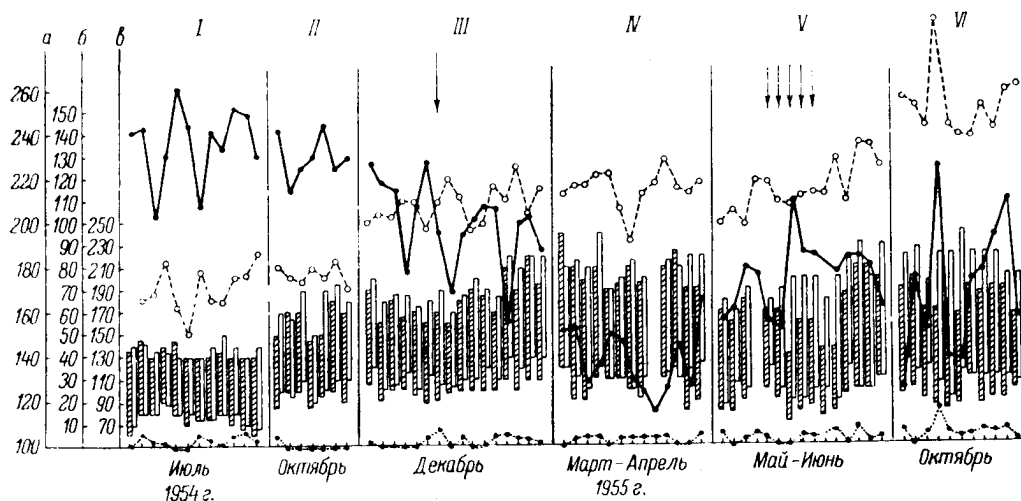


Рис. 1. Изменение кровяного давления и высшей нервной деятельности у собаки Наган в период с июля 1954 г. по октябрь 1955 г.

По оси абсцисс — время опытов. По оси ординат — величина безусловной секреции (а); величина условной секреции в дел. шк. (б); величина кровяного давления в мм рт. ст. (в). Сплошная линия — сумма положительных условных рефлексов за опыт; прерывистая — сумма безусловных рефлексов, уменьшенная в 5 раз; пунктирная — величина секреции на дифференцировочный раздражитель. Столбики — величина кровяного давления; верхняя граница столбика соответствует максимальному давлению, нижняя — минимальному. Заштрихованные столбики — величина давления до опыта, белые столбики — то же после опыта. I — начало выработки условного рефлекса на электрический ток; II — то же после 2 мес. применения тока; III — период сшибки (стрелка — день сшибки); IV — дальнейшее нарушение сосудистого тонуса и условных рефлексов; V — влияние бромистого натрия (1.0 г ежедневно) на уровень кровяного давления (стрелки — дни введения); VI — характер условнорефлекторной деятельности и артериального давления в октябре 1955 г.

нен ток в системе раздражителей, оно вновь повысилось и продолжало оставаться на этом высоком уровне (200/110 мм), несмотря на то, что оборонительная реакция на ток отсутствовала и налицо был пищевой рефлекс.

По мере тренировки условного рефлекса на ток появилась тенденция к некоторому снижению артериального давления (до 160/100 мм). Однако сшибка возбуждательного и тормозного процессов¹ нарушила процесс переключения, появилась резкая оборонительная реакция при включении тока. Давление вновь стало повышаться (до 220/130 мм). В дальнейшей работе давление продолжало оставаться на высоком уровне (рис. 1,

¹ Сшибка проводилась следующим образом: после 20 сек. действия $M_{120}+$ сразу без перерыва включался дифференцировочный раздражитель — M_{80} —, и эта комбинация пищей не подкреплялась.

III), что сопровождалось нарушением условнорефлекторной деятельности собаки.

Исключение из системы раздражителей тока не вызывало улучшений ни в условнорефлекторной деятельности собаки, ни в кровяном давлении (рис. 1, IV). Например, 10 IV 1955 исходное давление равнялось 180/95 мм рт. ст.; через 30 мин. — 220/110 (собака находилась в камере и получала, как обычно, еду).

С целью вызвать понижение давления и восстановить высшую нервную деятельность собаки были применены бромистый натрий в дозе 1.0 г

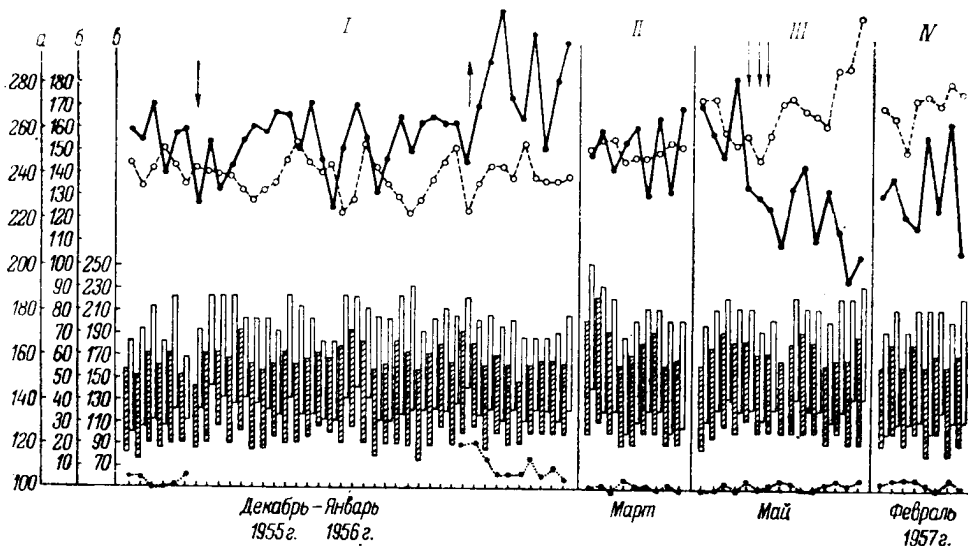


Рис. 2. Изменение кровяного давления и высшей нервной деятельности у собаки Наган в период с декабря 1955 г. по февраль 1957 г.

I — переделка сигнального значения положительного и тормозного раздражителей (стрелки показывают начало и конец переделки); II — условные рефлексы и кровяное давление в период применения тока; III — период трехкратной сшибки (стрелками обозначены дни сшибки); IV — уровень давления и рефлексов в феврале 1957 г. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

в течение 5 дней. Начиная с 3-го дня применения брома давление упало до 130/70 мм, однако во время опыта оно вновь повышалось до 200/110 мм, хотя ток давно уже не применялся (более 1.5 мес.). Понижение давления наблюдалось и в течение двух дней после отмены брома, а затем вновь повысилось до 210—230/150—160 мм, что видно из рис. 1, V.

Высокое давление наблюдалось не только в камере, но и во всех помещениях в разное время дня и сопровождалось резким колебанием величины условных рефлексов со значительным падением их (до 35 дел. шк. за опыт) и большой хаотичностью, фазовыми состояниями и высоким уровнем безусловных рефлексов; однако дифференцировочное торможение было достаточно прочным. Угашение условного рефлекса на звонок, проведенное в этих условиях, прошло быстро: первая нулевая реакция появилась на 7-м применении звонка без подкрепления, и рефлекс полностью угас на 10—12-м применении.

23 VI 1955 при офтальмоскопическом обследовании были обнаружены остаточные явления бывшего кровоизлияния в виде пигментных пятен вблизи соска зрительного нерва и умеренный спазм сосудов сетчатки.

ТАБЛИЦА 1
Влияние кофеина на кровяное давление и условные рефлексы у собаки Наган

	3 X 1955	4 X 1955	5 X 1955	6 X 1955	7 X 1955	28 XI 1955	29 XI 1955	30 XI 1955	1 XII 1955	2 XII 1955
Доза кофеина (в г)	—	—	0.3	—	—	—	—	0.6	—	—
Артериальное давление до опыта (в мм рт. ст.)	170/90	170/90	205/100	190/95	210/100	158/90	150/80	180/90	182/90	180/85
То же после опыта (в мм рт. ст.)	205/105	195/105	240/120	250/125	210/120	180/105	180/100	200/115	205/120	230/130
Сумма условных рефлексов (в дел. шк.)	159	100	137	124	83	160	148	181	190	179

При следующем введении тока в систему раздражителей наблюдалось заметное резкое торможение условного пищевого рефлекса на этот раздражитель. Кровяное давление после опытов с током значительно превысило давление до опыта.

В середине июля опыты были прекращены и собаке был дан длительный отдых (2 мес.). Периодические измерения давления во время отдыха свидетельствовали об отнесительном снижении его (170—180/100 мм), а в сентябре месяце давление понизилось до 150/80 мм рт. ст.

Возобновление опытов (без применения тока) после перерыва показало повышение условных рефлексов и понижение давления. Но после первых же опытов последнее вновь стало повышаться и резко колебаться как из опыта в опыт, так и в течение опыта (после опыта давление значительно превышало исходное). Дифференцировочное же торможение стало менее прочным. В дальнейшей работе величина условных рефлексов вновь стала резко колебаться; безусловные рефлексы имели явную тенденцию к повышению, что видно из рис. 1, VI.

Повторное офтальмоскопическое обследование собаки в октябре месяце показало, что бывшее кровоизлияние рассосалось, однако, сосуды сетчатки были по-прежнему извиты, венки расширены.

В ноябре 1955 г. наметилось некоторое понижение как максимального, так и минимального давления, главным образом до опыта, и восстановление условнорефлекторной деятельности.

Переделка сигнального значения ассоциированной пары раздражителей привела к еще большим колебаниям давления до и после опыта и к некоторому повышению его. Переход к первоначальному значению раздражителей (так называемая обратная переделка) сопровождался небольшим снижением давления, особенно после опыта (рис. 2, I).

Применение 0.3 Coffeinі purі привело к резкому повышению давления как в день испытаний, так и в последующие два дня, хотя сумма условных рефлексов существенно не изменилась. Доза в 0.6 Coffeinі purі также вызвала заметное повышение давления и некоторое повышение условных рефлексов (табл. 1).

Удлинение времени действия дифференцировочного раздражителя до 5 мин. привело к повышению давления с 170/90 до 210/110 мм рт. ст.

После 6.5 мес. перерыва в систему раздражителей был вновь введен ток как пищевой условный сигнал.

Тренировка условного пищевого рефлекса на ток привела к повышению кровяного давления, а вслед за повышением давления начали повышаться и безусловные рефлексы; условные рефлексы немного понизились (рис. 2, *II*).

Давление крови оставалось высоким и в контрольных опытах, а также при измерении в других помещениях.

В мае 1956 г. была проведена трехкратная сшибка. В дни сшибки давление не изменилось; в последующие дни давление вновь повысилось, особенно после опытов; в дальнейшей работе отмечалась большая лабильность давления, а также значительное нарушение высшей нервной деятельности. Величина условных рефлексов понизилась и резко колебалась, безусловные рефлексы возросли (рис. 2, *III*). На этом этапе работа была прекращена.

Итак, из всего сказанного видно, что у собаки Наган в результате выработки условного пищевого рефлекса на ток и сшибки нервных процессов развилось стойкое гипертензивное состояние, сопровождавшееся изменениями со стороны глазного дна. Кровяное давление продолжает оставаться высоким в течение длительного периода (около 3 лет), несмотря на то, что опыты с током были давно прекращены (рис. 2, *IV*).

С о б а к а Н а б а т. У собаки Набат применение тока сразу же привело к значительному падению величины условных и безусловных рефлексов. Вслед за изменением высшей нервной деятельности стало повышаться артериальное давление, особенно после опыта. Так, до применения тока давление равнялось в среднем 140/80 мм (рис. 3, *I*), на 12-й день после его применения давление достигло 195/113 мм. Интересно отметить, что нормализация наступила в первую очередь в высшей нервной деятельности и лишь постепенно, после уменьшения силы тока, давление вернулось к исходному уровню (рис. 3, *II*).

В дальнейшей работе кровяное давление оставалось на постоянном уровне, несмотря на то, что изолированное действие тока постепенно было доведено до 20 сек. Применение тока не оказывало существенного влияния на сосудистую систему: давление после опыта равнялось давлению до опыта, а иногда было даже на 5—10 мм ниже исходного (рис. 3, *III*). После летнего перерыва в ряде опытов отмечалось небольшое повышение давления (до 150—160 мм), однако постепенно оно вернулось к первоначальному уровню (130—140 мм).

Однократная сшибка нервных процессов не вызвала существенных изменений ни в высшей нервной деятельности, ни в кровяном давлении. Последнее в день сшибки до опыта равнялось 130/70 мм, после опыта — 135/75 мм; на следующий день давление повысилось до 155/85 мм. В дальнейшей работе отмечалось некоторое колебание его. Однако через две недели после сшибки давление повысилось до 160/90 мм (рис. 3, *IV*). Трехкратная сшибка привела к снижению условных рефлексов и дальнейшему повышению давления как систолического, так и диастолического (до 170—190/100—110 мм), а также к значительным его колебаниям. Постепенно условные рефлексы начали повышаться, а давление понизилось до 140—150/80—90 мм рт. ст. (рис. 3, *IV*).

Во время следующих шести сшибок давление вновь стало повышаться, особенно после сшибок, когда восстановилась оборонительная реакция

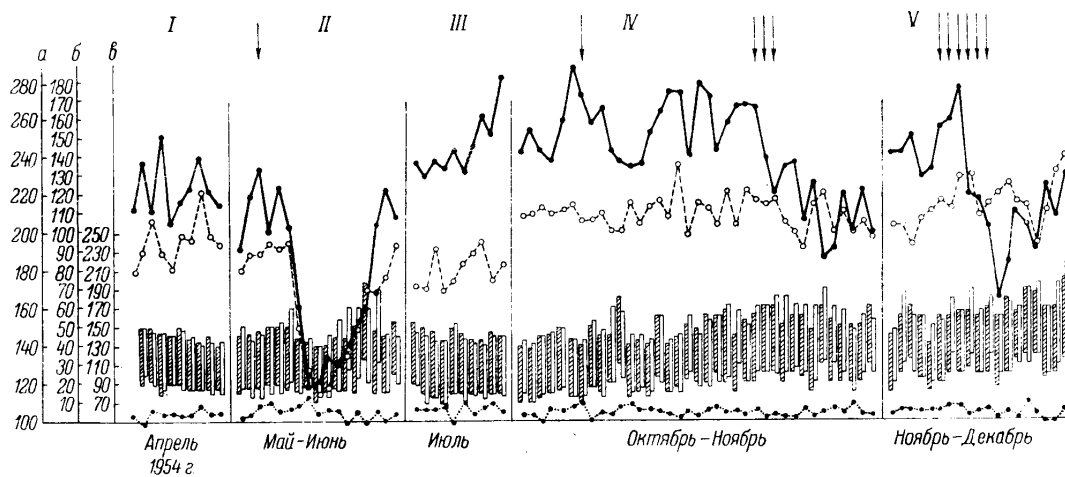


Рис. 3. Изменение кровяного давления и высшей нервной деятельности у собаки Набат в период с апреля по декабрь 1954 г.

I — до выработки условного пищевого рефлекса на ток; *II* — введение в систему условных раздражителей тона (стрелкой обозначено начало применения тока); *III* — после упрочения условного пищевого рефлекса на ток; *IV* и *V* — влияние сшибок на кровяное давление и условнорефлекторную деятельность (стрелки показывают дни сшибок). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

при действии тока. На 9-й день после сшибок давление до опыта равнялось 200/115 мм, после опыта — 220/120, через 3 часа после опыта в виварии — 200—220/110—120 мм рт. ст. (рис. 3, V). В дальнейшей работе условные рефлексы начали восстанавливаться, но со стороны артериального давления отмечались большие колебания его, кроме того, появились кожные трофические нарушения. Очевидно, эти нарушения послужили причиной повторного изменения условнорефлекторной деятельности животного (рис. 4, I).

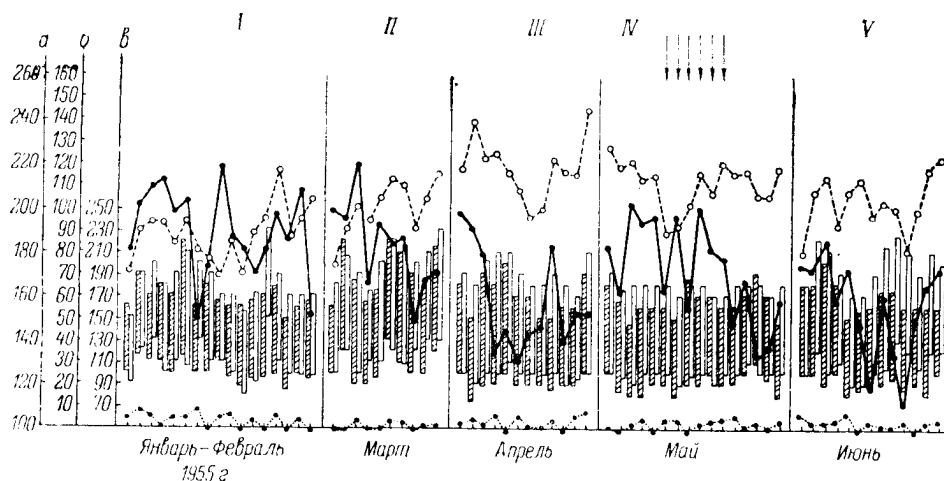


Рис. 4. Изменение кровяного давления и высшей нервной деятельности у собаки Набат в период с января по июнь 1955 г.

Стрелками показана шестикратная сшибка. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Давление оставалось повышенным (до 230/130 мм в отдельные дни) в течение 6 мес. после сшибки. Одновременно с таким высоким уровнем давления отмечалась повышенная реактивность сосудодвигательного центра — давление резко колебалось как от опыта к опыту, так и в течение опыта. Любое постороннее вмешательство или изменение обстановки опыта приводило к значительным сдвигам тонуса сосудов.

В течение всего периода гипертензивного состояния отмечались и существенные нарушения высшей нервной деятельности собаки: условные рефлексы понижались, силовые отношения нарушились, появились гипнотические фазовые состояния. Величина условного пищевого рефлекса на ток также колебалась из опыта в опыт, часто сопровождаясь двигательной оборонительной реакцией. Однако нарушений дифференцировочного торможения не отмечалось. Интересно указать на то, что у Набата, так же как и у Нагана, повышение давления сопровождалось и повышением безусловных рефлексов, однако менее выраженным, чем у предыдущей собаки (рис. 4, II—III).

Через 5 мес. после сшибок давление снизилось до 160—170/80—90 мм, однако условные рефлексы все еще не вернулись к исходному уровню (рис. 4, IV). В этот период были вновь проведены сшибки (в течение шести опытов подряд). После сшибок установившийся уровень давления был нарушен и вновь было отмечено значительное колебание его с падением в отдельные дни до 130 мм. Это колебание сменилось повышением давления, которое сопровождалось изменениями в поведении животного:

собака была вялой, со слезящимися глазами в отдельные дни, делала отряхивательные движения головой. Условные и безусловные рефлексы понизились.

Удлинение времени действия дифференцировочного раздражителя до 10 мин. в течение пяти дней подряд привело к резкому повышению артериального давления после опыта, хотя исходное давление упало до 160 мм рт. ст. (рис. 4, V).

Применение кофеина в дозе 0.3 и 0.6 г вызвало значительное повышение давления как в день испытания, так и на другой день (табл. 2).

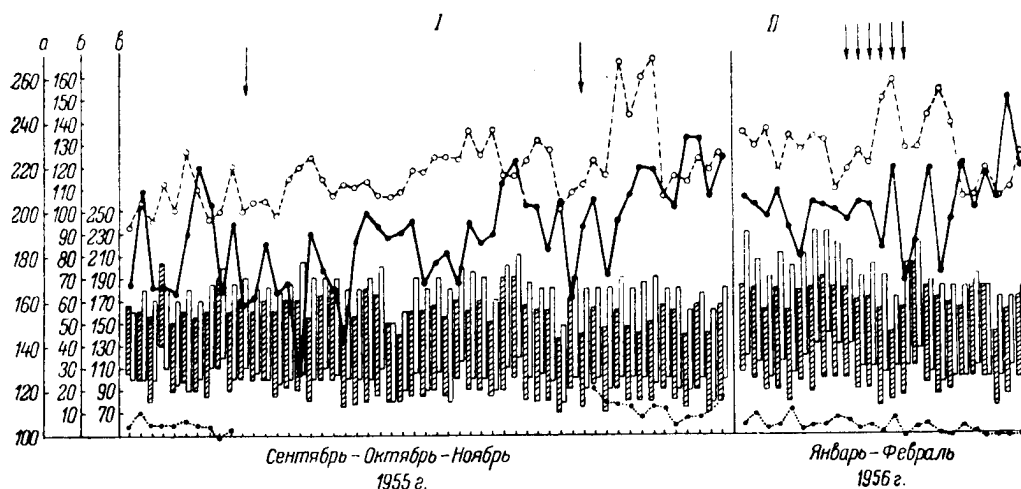


Рис. 5. Изменение кровяного давления и высшей нервной деятельности у собаки
Набат в период с сентября 1955 г. по февраль 1956 г.

I — во время переделки сигнального значения положительного и тормозного раздражителей;
II — после шестикратной сшибки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

После 2-месячного перерыва опыты были возобновлены, но без применения тока. Кровяное давление все еще оставалось повышенным (150—160/90—100 мм), особенно после опыта (до 185 мм). Условные рефлексы были по-прежнему значительно понижены и хаотичны. При офтальмоскопическом обследовании были обнаружены следы кровоизлияний в сетчатку, а также выраженная извитость сосудов. Переделка сигнального значения положительного и тормозного раздражителей привела к незначительному повышению давления (до 170—190/100—110 мм). После того как переделка была осуществлена и мы приступили к так называемой обратной переделке, кровяное давление приобрело явную тенденцию к снижению, хотя после опыта оно все еще было значительно выше нормального (190/100 мм). Вместе с понижением давления отмечалась и нормализация высшей нервной деятельности собаки (рис. 5, I).

При введении в систему раздражителей тока, который не применялся с июля 1955 г., т. е. в течение 5 мес., давление вновь стало повышаться, особенно после опыта, хотя условнорефлекторная деятельность не нарушилась. Через 8 мес. после описанных выше сшибок была еще раз проведена шестикратная сшибка. Интересно отметить, что в дни сшибки наблюдалось заметное снижение давления (до 140/80 мм). После сшибок у собаки развилось общее тормозное состояние, дифференцировка стала нулевой, понизились безусловные рефлексы, колебания в давлении стали

ТАБЛИЦА 2

Влияние кофеина на кровяное давление и условные рефлексы у собаки Набат

	3 III 1955	4 III 1955	5 III 1955	15 III 1955	16 III 1955	17 III 1955
Доза кофеина (в г)	—	0.3	—	—	0.6	—
Артериальное давление до опыта (в мм рт. ст.)	180/103	240/110	210/110	175/95	220/130	210/110
То же после опыта (в мм рт. ст.)	180/108	240/130	210/120	200/110	220/120	215/108
Сумма условных рефлексов (в дел. шк.)	215	229	259	192	183	185

значительно меньше, хотя диастолическое давление по-прежнему было высоким — до 110 мм рт. ст. (рис. 5, II).

На этом этапе работа была прекращена на 9 мес. Возобновление исследования после столь длительного перерыва показало, что давление по-прежнему находится на высоком уровне, хотя ток и не применялся.

Выводы

1. У 2 собак в результате выработки условной пищевой реакции на слабый электрический ток и последующего нарушения функционального состояния нервной системы посредством сшибок было получено значительное (до 200%) и длительное (более 2.5 лет) повышение артериального давления.

2. Нарушение сосудистого тонуса углубляется после сшибок. Причиной этого является не столько сшибка, сколько ее последствия: нарушение процесса переключения оборонительной реакции в условную пищевую, приводящее к развитию невроза.

3. Повышение кровяного давления сопровождается резкими колебаниями его уровня (до 100 мм рт. ст.) и изменениями со стороны глазного дна, характерными для гипертонической болезни.

4. Стойкое гипертензивное состояние, вызванное сшибкой, сопровождается повторным нарушением высшей нервной деятельности, выражающимся повышением величины безусловных рефлексов, значительным снижением и резким колебанием величины условных рефлексов, а также появлением стойких гипнотических фазовых состояний и трофических расстройств.

5. При восстановлении высшей нервной деятельности условные рефлексы нормализуются в первую очередь, в то время как кровяное давление и безусловные рефлексы продолжают оставаться на высоком уровне.

6. Экспериментальная гипертензия может быть получена у молодых животных сильного, уравновешенного и подвижного типов нервной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Брайнес С. Н., сб. «Проблемы экспериментальной гипертонии и гипертонической болезни», в. 3. (Тр. АМН СССР, т. XXII), Изд. АМН СССР, М., 1953.
 Горев Н. Н., сб. «Высшая нервная деятельность и кортико-висцеральные взаимоотношения в норме и патологии», Изд. АН УССР, Киев, 1955.
 Данилова Л. К., Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 5, 1958а.
 Данилова Л. К., Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 6, 1958б.

3 Труды Института физиологии, т. VIII

- Ланг Г. Ф. Гипертоническая болезнь. Медгиз, Л., 1950.
- Магакян Г. О., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXXV, в. 2, 1953.
- Магакян Г. О., Д. И. Миминошвили и Г. Я. Кокая, Клинич. медиц., т. XXXIV, № 7, 1956.
- Мясников А. Л., Клинич. медиц., т. XXIX, № 9, 1951.
- Мясников А. Л. Гипертоническая болезнь. Медгиз, М., 1954.
- Напалков А. В. Изучение закономерностей развития экспериментального псевроза и связанного с ним повышения уровня кровяного давления. Автореф. дисс. М., 1952.
- Напалков А. В., Тез. совещ. по проблеме корт.-висц. физиол. и патологии, Л., 1953а.
- Напалков А. В., Вестн. МГУ, № 12 (сер. физ.-мат. и ест. наук, в. 8), 1953б.
- Приходькова Е. К., Врач. дело, № 11—12, 1946.
- Приходькова Е. К., Врач. дело, № 9, 1949.
- Приходькова Е. К., Тез. совещ. по проблеме корт.-висц. физиол. и патологии, Л., 1953.
- Приходькова Е. К., Тез. докл. научн. сессии, посвящ. проблемам физиол. и патол. сердечно-сосуд. системы, Тбилиси, 1955.
- Скорик В. И. Изменение артериального кровяного давления при функциональных нарушениях условнорефлекторных экстеро- и интероцептивных связей. Автореф. дисс. Л., 1956.
- Советов А. Н., Журн. высш. нервн. деят., т. II, в. 2, 1952.
- Страхов А. Б., Журн. высш. нервн. деят., т. I, в. 4, 1951.
- Ярошевский А. Я., Журн. высш. нервн. деят., т. II, в. 1, 1952.
- Ярошевский А. Я., Тр. Инст. клинич. и exper. кардиологии АН ГрузССР, т. II. (Тр. расшир. научн. сессии Инст., посвящ. пробл. гиперт. болезни), Тбилиси, 1953.
- Ярошевский А. Я., Журн. высш. нервн. деят., т. IV, в. 5, 1954.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ НЕКОТОРЫХ ФОРМ
ОБОБЩЕНИЯ У ДЕТЕЙ РАННЕГО ВОЗРАСТА**

Е. Н. ДЕГТЯРЬ, А. Н. ЗНАМЕНСКАЯ и М. М. КОЛЬЦОВА

(Лаборатория неврофизиологических проблем. Заведующий — К. М. БЫКОВ).

И. П. Павлов, определяя сущность деятельности коры головного мозга, указывал: «Если, с одной точки зрения, кору больших полушарий можно рассматривать как мозаику, состоящую из бесчисленной массы отдельных пунктов с определенной физиологической ролью в данный момент, то с другой — мы имеем в ней сложнейшую динамическую систему, постоянно стремящуюся к объединению (интеграции) и к стереотипности объединенной деятельности».¹

Особенно ярко обе эти стороны работы коры больших полушарий выражены у ребенка. Наряду с возрастанием количества элементов, которые вычлениются из окружающего мира (и образованием условных связей на них), идет все более широкое объединение этих разрозненных связей в определенные системы, имеющие общий эффекторный путь.

С нашей точки зрения, очень большой и теоретический и практический интерес представляет физиологический анализ тех конкретных форм образования систем, т. е. форм обобщения, которые наблюдаются у ребенка.

В настоящем сообщении мы имеем в виду остановиться на результатах изучения физиологических механизмов такой формы обобщения, как перенос реакции, выработанной на один раздражитель на новые и новые объекты. Например, ребенка обучают определенному действию на слова: «покажи глазки», «покажи носик», и т. д. — при этом сначала реакция вырабатывается путем соответствующих подкреплений. Затем ребенок оказывается в состоянии перенести данное действие — «покажи» на новые объекты без специальной выучки, т. е. без подкрепления. Однако оказывается, что если взять в качестве нового объекта предмет, с которым ребенок никогда не встречался в своем жизненном опыте, то желаемая реакция на него не может быть перенесена. Далее выясняется, что необходимо совпадение нового раздражителя по времени или месту действия с тем объектом, на который данный двигательный акт был первоначально выработан.

Зависимость возможности переноса реакции на новый объект от связи этого последнего с предметом, на который реакция была выработана первоначально, очень напоминала механизм образования условной связи

¹ И. П. Павлов, Полн. собр. соч., т. IV, стр. 244, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.

типа ассоциативной при действии так называемых индифферентных раздражителей.¹

Нам кажется очень вероятным, что перенесение действия на новые объекты у ребенка совершается именно в силу того, что действие тех предметов, на которые реакция была выработана и закреплена, и новых, совпадая ранее во времени или месте действия, привело к выработке таких временных связей.

Для проверки этого предположения были проведены следующие испытания.

Взяты две группы детей по 7 человек, все в возрасте от 1 года 8 мес. до 2 лет.

В первой группе у детей последовательно вырабатывались временные связи типа ассоциаций (без безусловного подкрепления):

1) звонок (подаваемый справа, в течение 3 сек.) и через 2 сек. метроном 120 (слева, также в течение 3 сек.); ориентировочная реакция в сторону метронома появилась на 7—13-м сочетании; всего раздражители были даны 25 раз (без подкрепления безусловным раздражителем);

2) звонок—свисток, при сохранении тех же условий; ориентировочная реакция в сторону свистка появилась на 4—8-м применении;

3) звонок—бульканье; поворот глаз в сторону бульканья сразу по прекращении звука звонка, также с 4—8-го применения раздражителей.

Полученные ассоциации были нестойкими и после 25—27 применений раздражителей начинали угасать.

Дальнейший этап работы заключался в выработке условного мигательного рефлекса на звонок.

Ежедневно в опыте применялось до 7 сочетаний действия звонка со струей воздуха в глаза. Нужно подчеркнуть, что образование условной связи здесь происходило несколько труднее обычного. Условный рефлекс появился на 9—24-м сочетании, но еще долго оставался слабо выраженным и очень непостоянным. Упрочился рефлекс лишь на 38—60-м сочетании. Следовательно, превращение в условный сигнал раздражителя, который ранее длительно применялся как неподкрепляемый, оказывается довольно трудной задачей.

После того как звонок стал сигналом условной мигательной реакции, было проведено испытание наличия рефлекторного действия тех раздражителей, которые ранее ассоциировались с ним.

Ни на один из ассоциированных раздражителей условной мигательной реакции получено не было. Считая, что временные связи типа ассоциации могли угаснуть за время выработки условного рефлекса на звонок, мы решили восстановить их. Поэтому каждая ассоциация была повторена 12 раз, и реакция поворота глаз (а иногда и головы) в сторону второго раздражителя была вновь получена довольно отчетливо.

Тогда вновь дана была вся цепь раздражителей: звонок—М₁₂₀—свисток—бульканье.

Условный мигательный рефлекс был получен только на звонок.

Во второй группе детей были созданы иные условия.

Сначала на звонок был выработан условный мигательный рефлекс. Рефлекс появился на 4—10-м сочетании и сразу оказался постоянным у всех детей. Однако в целях упрочения условной связи в течение 10

¹ Мы считаем возможным использование психологического термина «ассоциативные» связи, поскольку исследованиями Н. А. Подкопаева и И. О. Нарбутовича в него вложено совершенно определенное физиологическое содержание.

опытных дней было применено 70 сочетаний звонка с безусловным раздражением.

Затем звонок (теперь уже без подкрепления струей воздуха в глаза) последовательно сочетался, как и в предыдущей серии опытов, с теми же раздражителями: звонок (справа в течение 3 сек.) и через 2 сек. метроном 120 (слева также в течение 3 сек.), звонок—свисток и звонок—бульканье. При действии звонка у детей, как и ранее, проявлялся условный мигательный рефлекс.

На метроном 120, свисток и бульканье ребенок давал легкую ориентировочную реакцию при их звучании. Затем с 3—5-го (у одного ребенка с 10-го) сочетания ориентировочная реакция в сторону метронома исчезала, на свисток и бульканье она исчезала уже во 2-м опыте, вместо нее появилась условная мигательная реакция, как и на действие звонка (хотя непосредственно M_{120} , свисток и бульканье струей воздуха в глаза не подкреплялись).

Интересно, что условный мигательный рефлекс появлялся не сразу, а лишь на 3—10-м применении, т. е. тогда, когда была выработана ассоциация между условным и индифферентным раздражителями.

Испытание, проведенное по тому же типу, что и в первой группе, здесь, естественно, дало совершенно иные результаты.

Применив последовательно звонок— M_{120} —свисток—бульканье, мы получили четкий мигательный рефлекс на все раздражители. Очевидно, что характер временных связей при этом варианте постановки опыта, когда один из сочетаемых (без прямого безусловного подкрепления) раздражителей уже имеет сигнальное значение, существенно отличается от связей, получаемых при сочетании одних так называемых индифферентных раздражителей.

В первом случае связи оказываются более стойкими и сразу приобретают специализированный характер (в наших опытах это сказалось в том, что замыкание такой связи проявилось сразу в мигательном эффекте).

Вторая часть работы заключалась в том, что оба варианта эксперимента были повторены с применением раздражителей, имеющих большее жизненное значение для детей: кукла, книга, деревянная пирамида и пресс-папье.

В первом варианте эти предметы применялись сначала как индифферентные. Ребенку показывалась на 3 сек. кукла справа и через 2 сек. слева — книга (также на 3 сек.). После того как была получена условная ориентировочная реакция в направлении книги, вводилась следующая пара сочетаемых предметов — кукла—пирамида и затем — кукла—пресс-папье.

Ориентировочная реакция на эти последние раздражители была очень слабо выражена.

После этого ребенка обучали на слова «покачай куклу» класть куклу в соответствующее положение и покачивать. После упрочения этой реакции, которое потребовало значительного времени, была сделана попытка перенести действия укачивания на те предметы, которые ранее сочетали с куклой.

Подобно тому как это было в опытах со звуковыми раздражителями в лабораторных условиях, и здесь результат оказался отрицательным.

В другом варианте опытов работа была начата с того, что у ребенка вырабатывалось действие укачивания на слова: «покачай куклу». После упрочения реакции была проведена выработка временных связей типа

ассоциативных при сочетании раздражителей: а) кукла—книга, б) кукла—пирамида, в) кукла—пресс-папье. Интересно, что несмотря на явную неадекватность действия укачивания по отношению к таким предметам, как книга или пресс-папье, уже с 4—6-го сочетания этих предметов с куклой дети клали предмет на правую руку и покачивали его.

Таким образом, очевидно, в формировании такой формы обобщения, как перенос действия, выработанного на один объект на новые раздражители, решающую роль играет образование временных связей типа ассоциативных. При этом очень отчетливо выступает значение характера сочетаемых раздражителей. В изучаемом процессе имеют решающую роль те временные связи типа ассоциативных, которые образуются при сочетании условного раздражителя с «индифферентными».

Это объясняется, вероятно, тем, что условный раздражитель (хотя и применяется здесь без безусловного подкрепления) значительно активизирует подкорковые образования и получаемая ассоциативная связь формируется на достаточно сильной безусловнорефлекторной основе, которая вовлекается в процесс косвенным образом.

В случае же сочетания так называемых индифферентных раздражителей эта безусловнорефлекторная основа (в виде врожденного ориентировочного рефлекса) оказывается во много раз слабее.

Описанные отношения, хотя и проиллюстрированы на случаях, имеющих как будто бы частный характер, имеют, однако, очень широкое и принципиальное значение. Описанная форма обобщения (перенос действия) занимает очень большое место в развитии высшей нервной деятельности ребенка. Однако роль временных связей типа ассоциативных не исчерпывается их участием в развитии этой формы обобщения; она, по-видимому, гораздо более универсальна. Поэтому нам представляется необходимым дальнейшее изучение временных связей типа ассоциативных.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗМЕНЕНИЕ УСТАНОВОЧНЫХ РЕАКЦИЙ У СОБАК
ПРИ РАЗРУШЕНИИ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АППАРАТА И
ЭКСТИРПАЦИИ ДВИГАТЕЛЬНОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ ГОЛОВНОГО
МОЗГА**

В. А. КИСЛЯКОВ

(Лаборатория интероцептивных условных рефлексов. Заведующий —
Э. III. Айрапетьянц)

Вестибулярный и двигательный аппараты функционируют в едином комплексе при поддержании равновесия тела животного и человека в пространстве. Влияния в этом комплексе двусторонние и проявляются в постоянном взаимодействии вестибулярной рецепции с проприоцепторами — воспринимающими приборами скелетной мускулатуры. На кортикальном уровне взаимодействия анализаторов связи между двигательным и вестибулярным анализаторами становятся еще более совершенными и подвижными в результате образования условных вестибулярно-двигательных рефлексов. Можно полагать, что при этом двигательный анализатор является ведущим. К такому предположению мы пришли на основании исследований условных статокинетических рефлексов у собак после лабиринтэктомии и энуклеации (Кисляков, 1953а, 1953б, 1956, 1957; Айрапетьянц и Кисляков, 1957). Оказалось, что последовательное лишение животных вестибулярной и зрительной рецепции не приводит к выпадению ранее образованных условных статокинетических рефлексов. На основании этих фактов был также сделан вывод о том, что сохранение и компенсаторное изменение указанных рефлексов и выработка новых условнорефлекторных реакций возможны благодаря функционированию главным образом двигательного анализатора. В настоящей работе представляются новые фактические данные, подтверждающие это положение.

Методика

Опыты проводились на трех собаках, по кличке Куська, Роза и Динга. Условные рефлексы вырабатывались по предложенной нами методике (Кисляков, 1953в) на основе двигательных реакций, возникающих при вращении животного. Вращение производилось в направлении против часовой стрелки со скоростью 1 оборот в 2 сек. в течение 40—50 сек. Операции на животных производились в следующей последовательности: у Куськи после изучения условных рефлексов в норме осуществлялось одномоментное двустороннее разрушение лабиринтов, а затем, через несколько месяцев, последовательная экстирпация двигательных областей коры левого и правого полушарий головного мозга. У Розы вначале экстирпировались двигательные участки коры больших полушарий, а затем производилось разрушение лабиринтов. У Динги лабиринтэктомия осуществлялась после экстирпации затылочных областей коры обоих полушарий. За весь период наблюдений у собак не было ни одного эпилептического приступа.

Гистологический анализ поврежденных участков мозга у собаки Куська был сделан гистологом Г. А. Покровской. У Розы и Динги к настоящему времени мы располагаем только макроскопическим описанием указанных участков.

Результаты опытов

У собаки Куська изучение условных рефлексов в норме проводилось в течение 8 месяцев, с 6 IV по 30 XI 1954. Реакция на вращение у нее выражалась в двух компонентах: а) нажмем на левую стенку ящика,

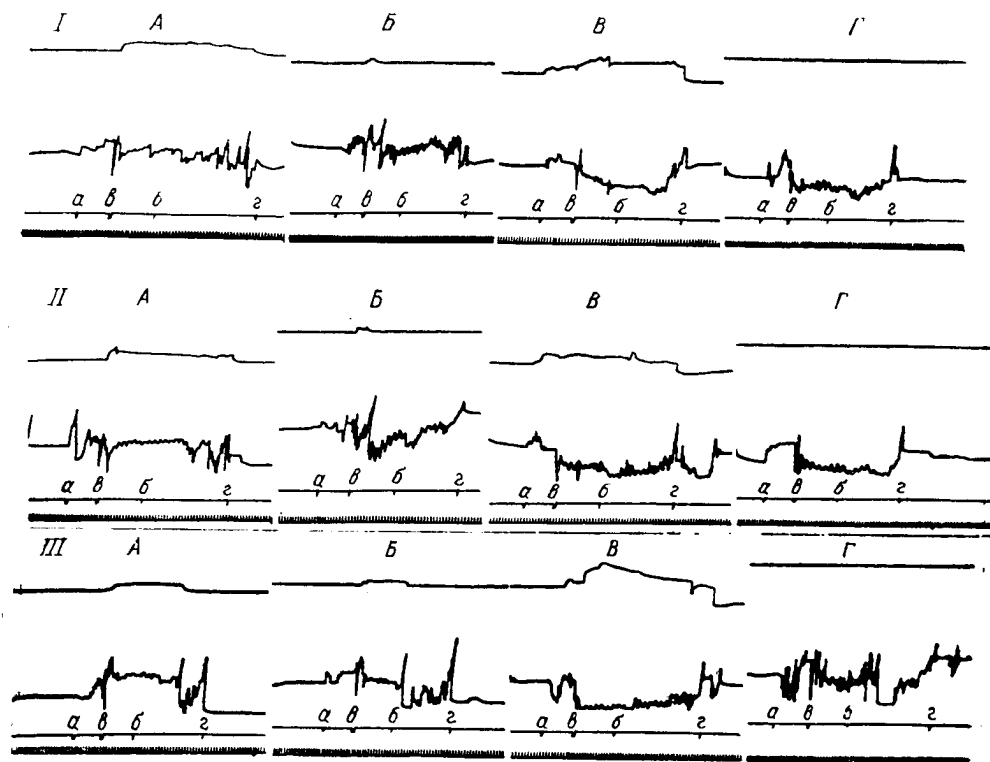


Рис. 1. Условные рефлексы у собаки Куська на свет (I), касалку+ (II), РЖ (III) до лабиринтэктомии (A, B), после лабиринтэктомии (B), после экстирпации левой сигмовидной извилины (Г).

Сверху вниз: прыжок на переднюю стенку; нажим на левую стенку; отметка раздражения (a—б—начало и конец действия условного, в—г—безусловного раздражителей); отметка времени (1 раз в сек.).

б) прыжке передними лапами на край передней стенки ящика. Установочная реакция в виде прыжка в значительной степени увеличивала устойчивость животного во время вращения, так как передняя стенка служила дополнительной опорой для лап. Реакция прыжка с первых же опытов прочно закрепилась. На основе комплекса двигательных актов, вызываемых вращением, у собаки были образованы условные рефлексы на следующие раздражители, применяемые в стереотипном порядке: свет, касалка+, раздувание желудка 150 см³ воздуха (РЖ), касалка-, свет. На условные сигналы собака только усиливала нажим на левую стенку, прыжок на переднюю стенку ящика при этом не производился. Он осуществлялся только с началом вращения (рис. 1, A).

Через 5.5—6 мес. реакция прыжка стала постепенно угасать, в большинстве опытов проявляясь только в начале вращения (рис. 1, Б). В некоторых случаях она отсутствовала полностью. 30 XI 1954 у Куськи было произведено двухстороннее разрушение лабиринтов. Опыты возобновили через 6 дней после операции. Уже в первом опыте у собаки наблюдалось восстановление реакции прыжка на переднюю стенку ящика — в ответ на вращение. С этого момента она стала проявляться постоянно. Однако в последующих опытах было отмечено также, что прыжок вызывается теперь не только вращением, но и условными сигналами, предшествующими вращению. Иначе говоря, при действии условных раздра-

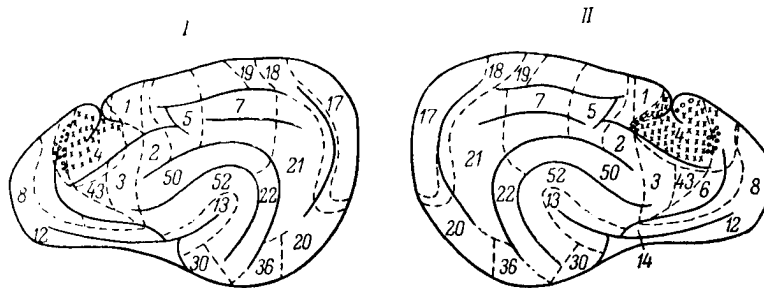


Рис. 2. Схема мозга собаки.

I — левое полушарие; II — правое полушарие; заштрихованные места — участки экстирпации.

жителей (света, касалки+, РЖ) собака еще до начала вращения стала прыгать передними лапами (рис. 1, В), заранее занимая наиболее устойчивое положение. Описанные явления можно понять как проявление компенсаторного процесса, связанного с замещением выпавшей функции вестибулярного анализатора. Функциональные изменения, происшедшие в работе двигательного анализатора после разрушения лабиринтов, оказались причиной вовлечения в компенсаторный процесс и других анализаторов организма — зрительного, кожного и интероцептивного. Доказательством того, что двигательный анализатор в процессе замещения функции вестибулярного аппарата играл ведущую роль, служат опыты с экстирпацией центрального конца двигательного анализатора. Экстирпация *g. sigmoideus sin.* была произведена у Куськи 4 III 1955. На основе макроскопического и микроскопического анализов впоследствии были определены границы экстирпированного участка коры головного мозга (рис. 2, I) по схеме М. О. Гуревича и Г. Х. Быховской (1927). Опыты после операции возобновились 10 III 1955. Удаление *g. sigmoideus sin.* сопровождалось у собаки выпадением прыжка как на действие условных сигналов, так и на вращение (рис. 1, Г). Следует отметить, что в течение первого месяца после операции также была нарушена и реакция на вращение в форме нажима на левую стенку ящика. Это выражалось в том, что собака утратила способность сопротивляться центробежной силе, в результате чего во время вращения ее относил вправо, на край ящика, и она теряла контакт с левой стенкой (рис. 3). Через месяц описанные нарушения исчезли. С момента удаления сигмовидной извилины левого полушария наблюдения и опыты продолжались в течение 11 мес. — реакция прыжка за этот период так и не восстановилась.

Описанный факт можно объяснить, исходя из анализа отдельных компонентов реакции прыжка. Эта реакция в ответ на условный сигнал

или вращение начиналась с подъема правой лапы животного, которая затем ставилась на край стенки, и только потом уже ставилась левая лапа (высота стенки равнялась 16 см). Следовательно, после удаления левой сигмовидной извилины начальный компонент прыжка — подъем правой лапы — не мог быть осуществлен вследствие нарушения его рефлексорной дуги. Это и вызвало полное выпадение прыжка. 3 II 1956 у Куськи была экстирпирована правая сигмовидная извилина. Экстирпированный участок представлен на рис. 2, II. Опыты после операции были начаты 14 II и продолжались до 22 V 1956. Удаление сигмовидной извилины коры правого полушария вызвало у собаки двигательные рас-

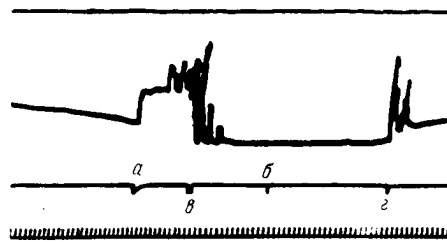


Рис. 3. Условный рефлекс у собаки Куськи в первый месяц после операции. Обозначения те же, что на рис. 1.

стройства и в связи с этим нарушения реакции на вращение, еще более выраженные, чем после первой мозговой операции. Нарушения проприоцептивной чувствительности проявлялись в неправильном положении конечностей (перекрест лап), в расползании лап, в виде тыльной флексии в суставах, в падениях на бок. После сглаживания указанных симптомов у собаки наблюдалась отчетливая атаксия при побеге в течение 3.5 мес., т. е. до конца наблю-

дений за животным. Все эти симптомы в обстановке опыта еще более усугублялись. Реакция противодействия центробежной силе полностью нарушалась. Как только начиналось вращение, животное падало, беспомощно барахтаясь в ящике. Вращение со скоростью 1 оборот в 2 сек. в течение первых 10 опытов применялось редко, так как даже при меньших скоростях животное с трудом сохраняло устойчивую позу. Постепенно через 2 мес. после операции удаления *g. sigmoideus dex.* наступило отчетливое улучшение реакции на вращение, а вскоре и ее восстановление. Напомним, что после первой мозговой операции реакция на вращение в виде нажима на левую стенку восстановилась значительно быстрее. По нашему мнению, более тяжелые нарушения статики и локомоции после второй мозговой операции связаны не только с удалением *g. sigmoideus dex.*, а также в связи с этим и с декомпенсацией тех нарушений, которые были вызваны ранее лабиринтэктомией и удалением *g. sigmoideus sin.*

В условнорефлексорной деятельности у Куськи в результате экстирпации правой сигмовидной извилины наблюдались отчетливые изменения. Они заключались в следующем. В одних случаях на условные сигналы собака отвечала очень сильными реакциями, а в других — на те же условные сигналы реакция отсутствовала или оказывалась незначительной по силе. По мере ликвидации двигательных нарушений и улучшения реакции на вращение у собаки наметилась тенденция к возвращению условнорефлексорной деятельности к дооперационному уровню.

Таким образом, вслед за экстирпацией левой сигмовидной извилины у Куськи полностью исчез наиболее тонкий компонент сложной установочной реакции — прыжок на переднюю стенку ящика. Однако более грубая реакция — нажим на левую стенку — сохранилась после экстирпации как левой, так и правой сигмовидных извилин. Факт сохранения условных электрооборонительных или двигательных пищевых рефлексов

после двустороннего удаления двигательной области коры больших полушарий отмечался рядом авторов (Адрианов, 1952, 1953; Асратян, 1953, и др.). В эту группу входят и отмеченные нами явления. Анализ их требует специальных исследований.

На собаках Роза и Динга были изучены последствия разрушения вестибулярного аппарата в условиях предварительной экстирпации двигательной и зрительной областей коры головного мозга. В ранее проведенных нами исследованиях на 5 интактных собаках было отмечено,

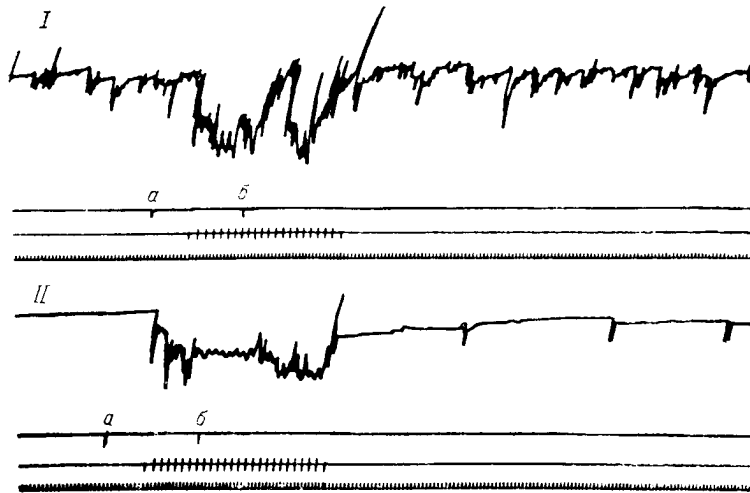


Рис. 4. Двигательное возбуждение у собаки Роза после лабиринтэктомии (I) и его отсутствие у собаки Динга (II).

Сверху вниз: нажим на левую стенку; а—б — условный сигнал (свет); отметка вращения (1 оборот в 2 сек.); отметка времени (1 раз в сек.).

что нарушенная вследствие разрушения лабиринтов координация движений при ходьбе и беге по плоскости восстанавливается через 5—8 дней. По прошествии этого срока было почти невозможно визуально отметить каких-либо нарушений координации. Однако в более сложной обстановке (бег по пересеченной местности, встреча с препятствиями, подъем на лестницу и спуск с лестницы, нахождение собаки на высоком месте по отношению к полу) — эти нарушения проявлялись вновь, но через несколько дней и они исчезали. Прыжкам со стула или станка собак нужно было выучивать заново. Имея эти данные, мы и приступили к наблюдениям за собаками Роза и Динга.

У Розы было произведено удаление сигмовидной извилины левого (10 IV 1956) и правого (27 IV 1956) полушарий. Через 5.5 мес. — осуществлена одномоментная двусторонняя лабиринтэктомия. Экстирпация затылочных областей у Динги также производилась последовательно: на левом полушарии 6 VI, а на правом — 26 VI 1956. 12 X 1956 в один день с Розой у Динги были разрушены лабиринты. Послеоперационный период в обоих случаях прошел без осложнений.

С первых дней после разрушения вестибулярного аппарата в локомоции собак наблюдались отчетливые различия. Нарушения координации движений и другие вестибулярные симптомы у Розы были выражены в значительной степени сильнее, чем у Динги. У последней они протекали так же, как и у собак с интактной корой головного мозга. Ниже приво-

Дата	Собака Роза	Дата	Собака Динга
	1956 г.		1956 г.
12 X	Двустороннее разрушение лабиринтов.	12 X	Двустороннее разрушение лабиринтов.
13 X	Стоять не может. Лежит на животе. Сильные качательные движения головы. Нистагм — крупноразмашистый, горизонтальный. При попытке встать падает. Есть из чашки самостоятельно не может. Кормление производится молоком из резиновой груши.	13 X	Стоять может, но координация резко нарушена (качание головы и туловища). Нистагм — горизонтальный, мелкоразмашистый. Есть из чашки самостоятельно не может. Кормление производится молоком из резиновой груши.
14 X	Приподнимается на передние лапы, которые при этом расползаются в стороны. При попытке встать и двигаться падает. Из чашки есть не может.	14 X	Может ходить, нарушения координации движений незначительные. Пьет молоко из чашки, стоящей на полу.
15 X	Может стоять. Двигается с трудом, падает. Пьет молоко из чашки, если чашку держать в руках. До чашки, стоящей на полу, дотянуться не может.	15 X	Ходит хорошо, нарушения координации движений при ходьбе едва заметны.
16 X	Ходит, расставив конечности в стороны, координация движений нарушена. Равновесие сохраняет с трудом. Быстро двигаться не может.	16 X	Вполне нормальная координация движений. Двигается быстро.
20 X	Стала есть из чашки, стоящей на полу.		
23 X	Координация движений улучшилась, но еще заметно нарушена.		

дится протокол наблюдений за собаками Роза и Динга после лабиринтэктомии.

Таким образом, нормализация двигательных функций у Розы протекала длительнее, чем у Динги. У последней это произошло к 5-му дню после операции. Нарушения координации движений при ходьбе по лестнице сгладились у Розы через 30 дней, в то время как Динга уже в первые дни «освоилась» с преодолением этого препятствия.

Помимо описанных наблюдений за локомоцией как у Розы, так и у Динги производилось также изучение условных рефлексов и реакции на вращение до и после всех операций. Из этого материала отметим только следующее обстоятельство: у Розы после лабиринтэктомии в обстановке опыта развилась невротическая реакция, которая проявлялась в сильном двигательном возбуждении (рис. 4, I). У Динги аналогичных явлений не наблюдалось (рис. 4, II).

Таким образом, разрушение вестибулярного аппарата у собаки с экстирпированной двигательной областью сопровождалось более глубокими и длительными нарушениями координации движений и условно-рефлекторной деятельности, чем у животного с повреждением затылочной области коры головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р и а н о в О. С., Журн. высш. нерв. деят., т. II, в. 3, 1952.
А н д р и а н о в О. С., Журн. высш. нерв. деят., т. III, в. 3, 1953.
А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. и В. А. К и с л я к о в, Успехи совр. биол., т. XLIII, в. 3, 1957.
А с р а т я н Э. А. Физиология центральной нервной системы. Изд. АМН СССР, М., 1953.
Г у р е в и ч М. О. и Г. Х. Б ы х о в с к а я, Мед.-биол. журн., в. 2, 1927.
К и с л я к о в В. А. Об условных рефлексах на двигательные реакции, возникающие при вращении животного. Автореф. дисс. Л., 1953а.
К и с л я к о в В. А., Шестнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., М.—Л., 1953б.
К и с л я к о в В. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953в.
К и с л я к о в В. А., Журн. высш. нервн. деят., т. VI, в. 3, 1956.
К и с л я к о в В. А., Физиол. журн. СССР, т. XLIII, № 3, 1957.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ОСОБЕННОСТИ РЕФЛЕКСА МОЛОКООТДАЧИ У КОРОВ
С РАЗЛИЧНОЙ СИЛОЙ КОРКОВЫХ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ**

Э. П. КОКОРИНА

(Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных. Заведующий —
И. А. Барышников)

При исследовании характера рефлекса молокоотдачи у коров с различными типологическими особенностями высшей нервной деятельности было установлено, что в обычных условиях дойки 1-я порция молока, вытекающая из катетера тотчас после вставления его в сосок вымени, составляла у всех коров в среднем 76.9% от всего молока, полученного из катетеризуемой четверти вымени. При нарушении обычного стереотипа дойки, в частности при вставлении катетера экспериментатором, а не дояркой, у коров с различной уравновешенностью корковых процессов величина 1-й порции была различной: у коров с уравновешенными процессами — 18.3%, а у коров с процессом возбуждения, преобладающим по силе над процессом торможения, — 53.7% (Кокорина, 1956). Оставалось неясным, связана ли такая значительная разница в реакции животных на изменение стереотипа дойки с силой нервных процессов.

Этот вопрос имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение, так как торможение рефлекса молокоотдачи часто имеет место при эксплуатации животных. Для исследования были поставлены опыты на 26 высокопродуктивных коровах голландской и буро-латвийской пород стада Научно-опытной станции Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. Все подопытные животные находились во второй половине лактации, доились дважды в сутки и получали рацион согласно общепринятым зоотехническим нормам.

Тип высшей нервной деятельности коров определялся методикой двигательных пищевых условных рефлексов на скотном дворе в камере (Кокорина, 1955). Опыты с катетеризацией вымени проводились во время вечерней дойки в стойле, катетер всегда вставлялся экспериментатором в левую заднюю четверть вымени с левой стороны. После выпуска 1-й порции молока производилось обмывание вымени дояркой, в ответ на которое из катетера вытекала 2-я порция молока; после ее окончания производилась дойка трех остальных сосков, а из катетера вытекала 3-я порция молока. Определялось количество молока, процент жира и латентные периоды отдельных порций.

По уравновешенности и силе процессов возбуждения и торможения подопытные коровы были разделены на 5 групп (см. таблицу), подвижность нервных процессов коров была различной.

Торможение рефлекса молокоотдачи вызывалось различными изменениями обычного комплекса стереотипных условий дойки: проведение

опытов не на обычном месте, применение в момент опыта необычных зрительных и слуховых раздражителей, отмена корма после предварительного образования рефлекса молокоотдачи на кормление.

Подобные изменения по-разному сказывались на молокоотдаче коров с различной уравновешенностью корковых нервных процессов. Оказалось, что у коров с уравновешенными нервными процессами, имевших малую 1-ю порцию при вставлении катетера экспериментатором, не отмечалось значительного уменьшения величины и изменения ее при воздействии подобных факторов. Так, у коровы Лилии 1-я порция обычно равна 180 мл — 11.62% от всего количества молока из катетеризуемой четверти вымени, время истечения 100 мл молока — 35.4 сек. Введение в комплекс раздражителей, связанных с дойкой, нового фактора — корма путем ежедневного сочетания его с дойкой не сказалось существенно на величине 1-й порции и скорости ее истечения (250 мл — 14.33% — 32.9 сек.). Отмена кормления перед дойкой вызвала торможение рефлекса молокоотдачи, выраженное в увеличении латентного периода и времени скорости истечения и уменьшения величины 2-й порции, увеличении объема и жирности 3-й порции; существенных изменений 1-й порции при этом не отмечалось (в день максимального торможения рефлекса — 170 мл — 13.7% — 35.3 сек.).

У коров с неуравновешенными корковыми процессами воздействие тех же факторов вело к уменьшению 1-й порции и увеличению времени истечения 100 мл молока. Так, у коровы Ласточка 1-я порция обычно была равна 1440 мл — 73.85% от всего количества молока из катетеризуемого соска, время истечения 100 мл молока — 30.8 сек. При кормлении во время дойки — соответственно 1470 мл — 76.07% — 32.1 сек. Наибольшее торможение рефлекса молокоотдачи отмечалось в день отмены корма: 1-я порция уменьшилась до 340 мл — 20.92%, время истечения 100 мл молока возросло до 40.0 сек. Подобное изменение 1-й порции наблюдалось также и при воздействии других тормозных факторов (в день перевода коровы Ласточка в другое место на скотном дворе — 275 мл — 19.92% — 40.1 сек.). Несмотря на такое резкое уменьшение 1-й порции, в связи с увеличением 2-й порции, изменения величины и жирности 3-й порции не отмечалось.

На первый взгляд торможение рефлекса молокоотдачи у животных с различной уравновешенностью корковых нервных процессов протекало неодинаково, однако при анализе полученных фактов это различие оказалось чисто внешним.

Условный рефлекс молокоотдачи, существующий обычно у всех коров, в результате многократной дойки при наличии определенного постоянного комплекса связанных с дойкой условий, может быть заторможен изменением этих условий. У животных, обладающих более сильным корковым процессом торможения, торможение условнорефлекторной молокоотдачи возникало легче и было глубже, чем у животных с более слабым процессом коркового торможения. Вставление катетера экспериментатором вызвало у первых стойкое торможение условного рефлекса молокоотдачи: условнорефлекторное выделение молока в 1-й порции полностью отсутствовало и появлялось только при подходе доярки и обмывании ею вымени; у вторых подобное торможение условного рефлекса молокоотдачи имело место при воздействии более сильных тормозных факторов: отмена корма, перестановка на новое место, и т. п.

То обстоятельство, что уменьшение 1-й порции и увеличение времени ее истечения у коров с неуравновешенными корковыми процессами вызы-

валось факторами, действующими непосредственно в момент самого опыта (отмена корма, дававшегося за 30 сек. до опыта, перевод коровы на другое место перед самым началом опыта, вставление катетера не дояркой, а экспериментатором), исключает возможность предположения, что причиной этих изменений могут являться нарушения процессов секреции молока и заполнения емкостной системы вымени в промежутках между дойками. Несомненно, что здесь мы имеем дело с нарушением процесса молокоотдачи.

Нам неизвестны механизмы, при помощи которых могло бы быть заторможено выведение молока, находящегося в цистерне вымени в момент вставления катетера, в то время как отдача молока из вышележащих отделов вымени, по-видимому, может регулироваться сжатием сфинктероподобных образований в устьях молочных ходов (Закс, 1955), описанных Н. Ф. Богдашевым и А. П. Елисеевым (1957). Следовательно, молоко 1-й порции, получаемое из катетера при наличии торможения рефлекса молокоотдачи, представляет собой истинно цистернальную порцию.

При отсутствии торможения 1-я порция включает в себя, кроме истинно цистернального объема, большее или меньшее количество молока из верхних отделов вымени. В отдельных случаях, когда 1-я порция особенно велика (98—99%), в нее без сомнения входит молоко из всех отделов вымени, в том числе и из альвеолярного. Это подтверждается исследованием жирности отдельных порций (Кокорина, 1956). Количество молока из верхних отделов вымени, выделяющееся в 1-й порции в добавление к истинно цистернальному объему, при прочих равных условиях определяется величиной условного рефлекса молокоотдачи.

Величина рефлекса молокоотдачи может быть выражена отношением 1-й порции, вытекающей из катетера тотчас после его вставления, к 3-й порции, получаемой из катетера безусловнорефлекторным путем во время дойки остальных четвертей вымени. Чем сильнее выражен условный рефлекс молокоотдачи, тем больше отношение 1-й порции к 3-й. В обычных условиях дойки при вставлении катетера дояркой это отношение всегда достигает значительных величин. При торможении рефлекса молокоотдачи уменьшается 1-я порция и увеличивается 3-я порция: чем сильнее торможение рефлекса молокоотдачи, тем меньше 1-я порция, больше 3-я порция, и меньше их отношение. Под влиянием воздействий отношение 1-й порции к 3-й у животных с различными типологическими особенностями высшей нервной деятельности изменяется различно. В таблице представлены средние данные из 4—6 опытов, поставленных на каждой корове при вставлении катетера экспериментатором после исчезновения начального внешнего торможения, вызванного первыми применениями катетеризации.

Из таблицы видно, что отношение 1-й порции к 3-й больше всего у коров Ia группы, обладающих неуравновешенными нервными процессами с сильным процессом возбуждения, и у коров Ib группы, обладавших слабыми неуравновешенными нервными процессами (соответственно 4.13 и 4.59). Значительно меньше это отношение у коров Ib группы, имевших при неуравновешенности нервных процессов процесс возбуждения средней силы, и у коров IIa группы, имевших сильные уравновешенные нервные процессы. У коров этих двух групп 1-я и 3-я порции приблизительно равны — отношение их 1.15 и 1.22. Наименьшее отношение 1-й порции к 3-й (0.35) показывают коровы IIb группы со средними уравновешенными по силе процессами возбуждения и торможения.

ТАБЛИЦА

Отношение 1-й порции выделившегося молока к 3-й у коров с различной силой и уравновешенностью процессов коркового торможения и возбуждения при вставлении катетера экспериментатором

Группа	Уравновешенность нервных процессов	Сила процесса возбуждения	Сила процесса торможения	Кличка коровы	Отношение 1-й порции к 3-й	
					для каждой коровы	среднее
Ia	Неуравновешенные.	Сильный.	Слабый.	Вира . . .	4.23	4.13
				Звездочка . . .	3.35	
				Ласточка . . .	7.85	
				Нельма . . .	2.83	
				Шутиха . . .	2.31	
Iб	Неуравновешенные.	Средний.	Слабый.	Биржа . . .	1.39	1.15
				Гуля . . .	1.03	
				Золушка . . .	1.43	
				Луна . . .	0.75	
Iв	Неуравновешенные.	Слабый.	Слабый.	Айва . . .	4.42	4.59
				Жестокая . . .	5.72	
				Золотая . . .	2.96	
				Минутка . . .	5.28	
IIa	Уравновешенные.	Сильный.	Сильный.	Арфа . . .	0.68	1.22
				Березка . . .	0.71	
				Былинка . . .	1.51	
				Осада . . .	1.93	
				Крала . . .	1.98	
				Охра . . .	1.43	
				Марта . . .	0.84	
				Настурция . . .	0.88	
IIб	Уравновешенные.	Средний.	Средний.	Осетряна . . .	1.00	0.35
				Лилия . . .	0.22	
				Линза . . .	0.20	
				Ююстра . . .	0.50	
				Марка . . .	0.47	

Таким образом, наименьшее торможение рефлекса молокоотдачи отмечалось у коров Ia и Ib групп. Общей для животных этих групп являлась слабость процесса коркового торможения, в то время как процесс возбуждения резко различался у них по силе. Можно было бы предположить, что величина торможения условного рефлекса молокоотдачи определяется силой коркового торможения и что животные, обладающие слабым процессом торможения в коре головного мозга, не могут экстренно затормозить условный, хорошо упроченный многократным повторением рефлекс молокоотдачи. Однако этому предположению противоречит, во-первых, тот факт, что у животных Ib группы, также обладавших слабым процессом коркового торможения, торможение условного рефлекса молокоотдачи достигало значительных размеров и было равно по силе торможению рефлекса у животных IIa группы, имевших сильный процесс коркового торможения. Во-вторых, если бы величина торможения условного рефлекса молокоотдачи при идентичных условиях опыта определялась только силой коркового процесса торможения, наиболее значительное торможение рефлекса молокоотдачи должно было бы иметь место у коров IIa группы, имеющих наиболее сильный процесс корко-

вого торможения. Однако на деле самое сильное торможение условного рефлекса молокоотдачи отмечалось у коров IIб группы, обладавших процессом коркового торможения средней силы. Следовательно, величина торможения рефлекса молокоотдачи не определяется силой какого-либо одного из корковых нервных процессов.

Механизм этого явления можно попытаться представить следующим образом. Известно, что сильные и слабые нервные процессы широко иррадируют по коре головного мозга в отличие от нервных процессов средней силы (Павлов, 1927). Можно предположить, что у животных, обладающих сильными (группы Ia и IIa) или слабыми (группа Ib) процессами коркового возбуждения, возбуждение, возникающее под влиянием различных, постоянно падающих извне раздражителей, иррадирует по коре головного мозга и повышает возбудимость коркового центра молокоотдачи. Центр молокоотдачи у этих животных, таким образом, находится в состоянии повышенного тонуса по сравнению с таковым у животных со средним по силе процессом коркового возбуждения (животные Ib и IIб групп). Действующие на этом фоне тормозные раздражители вызывают у первых меньшее торможение рефлекса молокоотдачи, чем у вторых. Отмечающееся при этом более сильное торможение рефлекса молокоотдачи у животных IIa группы по сравнению с животными Ia и Ib групп и у животных IIб группы по сравнению с животными Ib группы определяется большей силой их коркового процесса торможения.

Следовательно, сила торможения рефлекса молокоотдачи при прочих равных условиях, обусловлена соотношением силы процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- Богдашев Н. Ф. и А. П. Елисеев. Молочные железы сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, М.—Л., 1957.
 Закс М. Г., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. IV, 1955.
 Кокорина Э. П., Физиол. журн. СССР, т. XLI, № 1, 1955.
 Кокорина Э. П., Докл. Акад. наук СССР, т. 108, № 4, 1956.
 Павлов И. П. (1927), Полн. собр. соч., т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ДИНАМИКА КОРТИКАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ ПРИ ВНУШЕНИИ
НА ЗАДАННЫЙ СРОК**

И. И. КОРОТКИН и М. М. СУСЛОВА

(Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Ф. П. Майоров)

Как общие теоретические положения И. П. Павлова (1927), так и большое количество клинических наблюдений и клинико-экспериментальных данных, приводимых в литературе по гипнозу (Крафт-Эбинг, 1889; Бехтерев, 1911; Картамышев, 1942; Платонов, 1957, и др.), а также наши собственные экспериментальные исследования (1955) и клинические наблюдения давали основание считать, что постгипнотические внушения осуществляются по механизму временной нервной связи в ответ на действие определенных раздражителей, среди которых существенное значение имеет фактор времени.

Чтобы выяснить роль раздражителя и динамику корковых процессов от момента сделанного внушения до момента его осуществления, нами были поставлены специальные экспериментальные исследования на восьми испытуемых со второй и третьей фазами гипноза.

Индикатором были мигательные условные и безусловные рефлексy и словесный отчет испытуемых. Условные рефлексy на ряд раздражителей, заранее выработанные в состоянии бодрствования, ко времени настоящего исследования были прочными. В состоянии гипнотического сна делалось внушение об отсутствии условного или безусловного раздражителя или об изменении их интенсивности в определенно заданный день (на самом деле раздражители всегда подавались и интенсивность их оставалась неизменной). Задаваемый срок осуществления внушения был разный: от одного дня до нескольких недель.

Перейдем к изложению экспериментального материала.

Испытуемая К. П. К. после пробы рефлексy в состоянии бодрствования (рис. 1, а) была введена в гипноз, после чего было сделано внушение: «Когда придете к нам завтра, Вы не будете слышать стука метронома и не будете чувствовать струи воздуха в глаз».

Затем испытуемая была выведена из гипноза, и рефлексy исследовались в постгипнотическом состоянии. Из кимограммы исследования № 127 видно, что в этот день внушение не отразилось на рефлексy (рис. 1, б): они оставались почти такими же, как и до внушения (можно лишь отметить некоторое укорочение длительности миганий на безусловный раздражитель).

На следующий день — назначенный внушением день «заказа» — с самого начала исследования (№ 128) были полностью заторможены условные и почти полностью безусловные рефлексy (рис. 1, в). Такой же резуль-

тат при «заказе» на следующий день был получен многократно у этой и у других испытуемых при внушении отсутствия как различных условных, так и безусловного раздражителей.

С аналогичным результатом были проведены исследования с внушением отсутствия раздражителей, когда испытуемые придут «в следующий

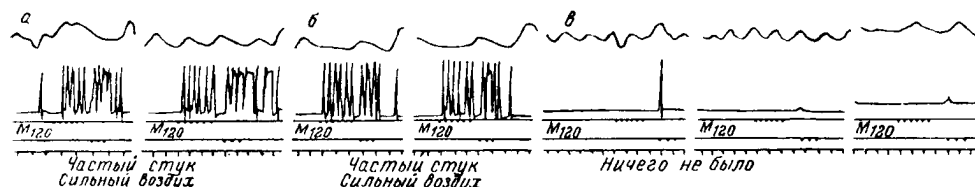


Рис. 1. Постгипнотическое торможение рефлексов при внушенном «отсутствии» раздражителей на следующий день. Исп. К. И. К.

Сверху вниз: дыхание; мигательный рефлекс; отметка условного раздражителя; отметка безусловного раздражителя; время (1 сек.). Остальные обозначения в тексте.

раз». При этом следующее исследование проводилось через разное число дней.

Для испытуемой Н. Л. Г. срок «заказа» был удлинён до 9 дней. 14 III 1953 (исследование № 30) в гипнозе было сделано внушение: «Когда придёте к нам в следующий раз, частого стука не будет». Уже в день внушения полностью тормозится условный рефлекс на M_{120} (рис. 2, а), торможение иррадиирует и на безусловный рефлекс (рис. 2, б). Через 9 дней, когда испытуемая снова пришла на исследование (исследование № 31), условный рефлекс оставался заторможенным (рис. 2, в).

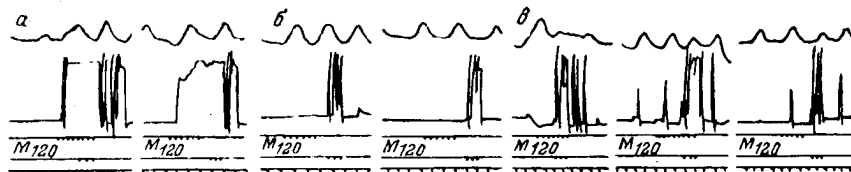


Рис. 2. Постгипнотическое торможение рефлексов в день внушения и через 9 дней. Исп. Н. Л. Г.

Обозначения те же, что на рис. 1 и в тексте.

Испытуемой Т. А. С. 23 V 1954 было сделано внушение: «Когда придёте к нам в следующий раз, после частого стука не будете чувствовать струи воздуха в глаз». В тот же день испытуемая указывает, что струя стала слабой. В следующий раз испытуемая пришла на исследование через 39 дней после сделанного внушения. На этот раз наряду с указанием испытуемой на то, что струя воздуха слабая, имело место также некоторое снижение величины безусловного мигательного рефлекса с иррадиацией торможения на условный рефлекс.

Внушение отсутствия раздражителей или отсутствие чувствительности к ним может привести к торможению рефлексов на эти раздражители в определённый заданный внушением срок. Как показывает приведённый экспериментальный материал, длительность отставления реализации внушения может быть разной (в наших исследованиях — от 1 до 39 дней, что, конечно, не является пределом). При этом большинство испы-

туемых осуществляло внушение именно в заданное время. В ряде случаев можно было наблюдать большее или меньшее торможение рефлексов и в день внушения.

Естественно встал вопрос: изменяется ли высшая нервная деятельность испытуемых в результате сделанного в гипнозе внушения в промежутке между временем, когда внушение было сделано, и назначенным днем его осуществления. Для этого «заказ» на осуществление внушения отставлялся на несколько дней и рефлекс исследовался дополнительно в промежутке между днем внушения и днем выполнения «заказа». Такие исследования

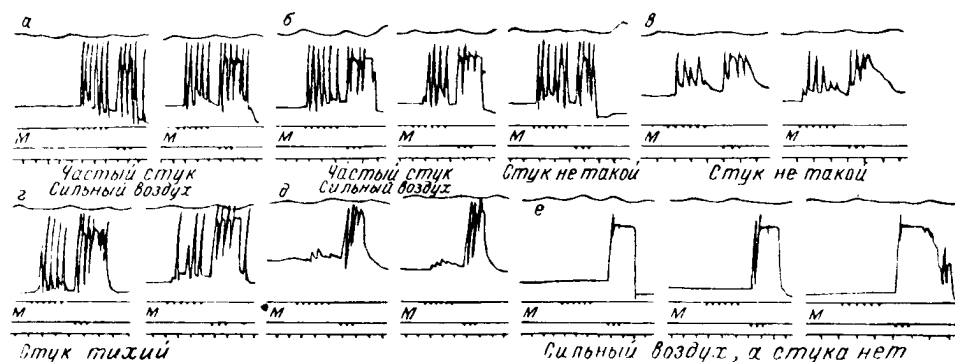


Рис. 3. Нарастающее торможение условного рефлекса к заданному внушением сроку.
Исп. К. П. К.

Обозначения те же, что на рис. 1 и в тексте.

были проведены многократно на четырех испытуемых (трое — с третьей и одна — со второй фазы гипноза). Приведем наиболее характерные исследования.

Испытуемой К. П. К. в среду 7 V 1952 (исследование № 221) было сделано внушение в гипнозе: «Когда придете к нам в субботу, стука метронома не будет». Как видно на рис. 3, а, в тот же день после пробуждения на условные рефлексы на M_{120} сохраняли свою обычную величину. На следующий день, в четверг 8 V 1952, в бодром состоянии можно отметить лишь изредка проявляющееся незначительное торможение условного рефлекса на M_{120} (рис. 3, б). Испытуемая при этом отмечает в словесном отчете: «Стук не такой: как будто его задерживают». Несколько больше тормозятся рефлекс в гипнозе (рис. 3, в).

В пятницу 9 V 1952 торможение условного рефлекса чаще проявляется, и увеличивается глубина его как в бодрствующем (рис. 3, г), так особенно в гипнотическом состоянии (рис. 3, д). Углубление торможения отражается и во второй сигнальной системе. Испытуемая говорит: «стук тихий, неясный, хуже, чем вчера».

Наконец, в субботу 10 V 1952, в назначенный день выполнения «заказа», с самого начала исследования наступает полное торможение условного рефлекса на M_{120} (рис. 3, е). Это адекватно отражается и во второй сигнальной системе: испытуемая говорит, что стука нет. Затем рефлекс, как обычно, восстанавливаются.

Аналогичная картина нарастания торможения наблюдалась у той же испытуемой и при внушении отсутствия безусловного раздражителя на заданный срок. В понедельник 12 V 1952 (исследование № 225) в гип-

позе было сделано внушение: «В пятницу, когда придете к нам, струи воздуха в глаз не будет». Как после пробуждения в тот же день, так и в начале исследования на следующий день, во вторник 13 V 1952 (исследование № 226), безусловный рефлекс остается в норме. Однако в продолжении исследования уже в этот второй день после внушения можно отметить появление нарастающего торможения безусловного рефлекса (рис. 4, а). На третий день, в среду 14 V 1952 (исследование № 227), при первой пробе

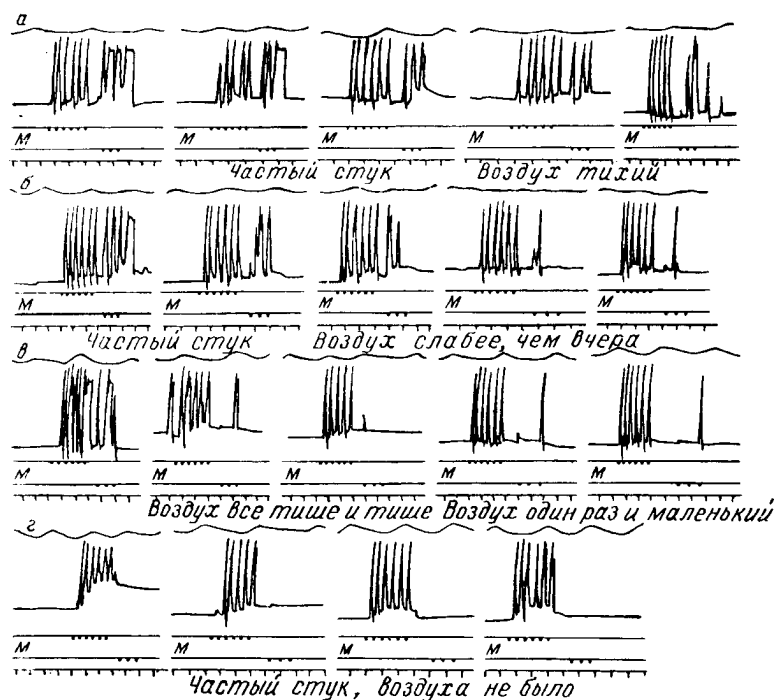


Рис. 4. Нарастающее торможение безусловного рефлекса к заданному внушением сроку. Исп. К. П. К.

Обозначения те же, что на рис. 1 и в тексте.

безусловный рефлекс почти не заторможен, но уже со второй пробы снова наблюдается нарастающее торможение безусловного рефлекса, особенно углубляющееся к концу исследования (рис. 4, б). В начале четвертого дня, в четверг 15 V 1952 (исследование № 228), безусловный рефлекс снова несколько растормозился, но по мере повторения раздражителей торможение быстро нарастало и к концу опытного дня достигло значительной глубины (рис. 4, в). Углубление торможения адекватно отразилось и на второй сигнальной системе. Испытуемая отмечает, что «воздух все тише и тише, но удаляется от меня». Временами она указывает, что ощущает только одну струю воздуха (вместо обычных трех). Особенно углубляется торможение безусловного рефлекса в гипнозе. И, наконец, в день, назначенный внушением, в пятницу 16 V 1952, безусловный рефлекс тормозится полностью с самого начала исследования (рис. 4, г). Лишь при первых двух пробах можно отметить незначительное вздрагивание века на первую струю воздуха, которое исчезает при следующих повторениях раздражителя. Торможение безусловного рефлекса адекватно отразилось

и во второй сигнальной системе: испытуемая говорит, что воздуха не было.

Таким образом, и при заданном на определенный срок «выключении» безусловного раздражителя у испытуемой К. П. К. наблюдается постепенное нарастание торможения безусловного рефлекса от дня внушения вплоть до полного его торможения в назначенный день.

Постепенное нарастание торможения при внушении отсутствия условного раздражителя в назначенный день можно было наблюдать и у других

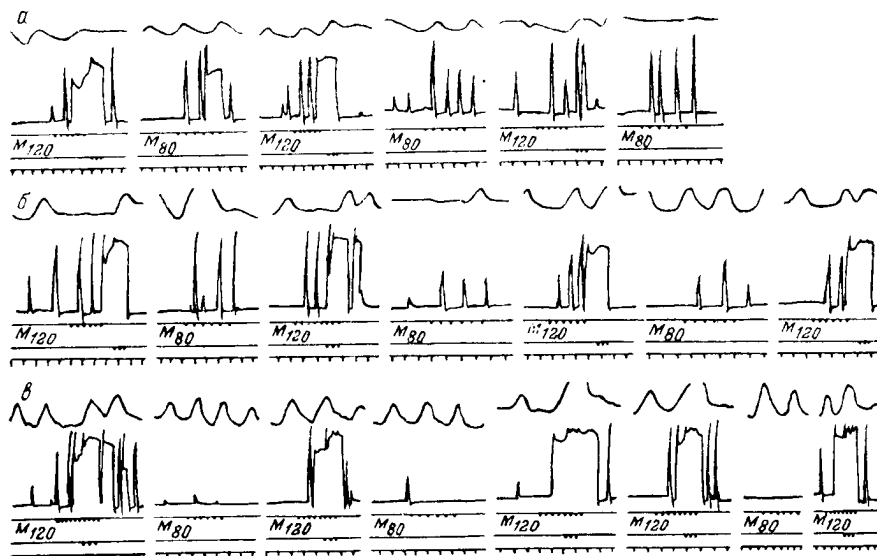


Рис. 5. Нарастающее к заданному сроку торможение условного рефлекса с одновременной концентрацией торможения. Исп. Н. Л. Г.

Обозначения те же, что на рис. 1 и в тексте.

испытуемых. Приведем данные исследования исп. Н. Л. Г., так как они дают дополнительный материал для суждения о нарастании торможения к моменту осуществления внушения.

В четверг 26 III 1953 (исследование № 32) испытуемой Н. Л. Г. было внушено в гипнозе: «Когда придете к нам в понедельник, редкого стука не будет» (редкий стук — M_{80} — не подкреплялся, но вызывал постоянный условный рефлекс в виде мигания и закрывания глаза). В день внушения после выведения испытуемой из гипноза наблюдается частичное торможение условного рефлекса на M_{80} лишь при некоторых пробах. При этом отмечается иррадиация торможения на M_{120} (рис. 5, а). При следующем исследовании в промежуточный день, в субботу 28 III 1953 (исследование № 33), можно отметить большее торможение условного рефлекса на M_{80} , особенно нарастающее к концу опытного дня (рис. 5, б). Вместе с тем наблюдается уменьшение иррадиации торможения на M_{120} .

Наконец, в назначенный день, в понедельник 30 III 1953 (исследование № 34), наблюдалось полное торможение условного рефлекса на M_{80} . Об углублении и концентрации торможения свидетельствует отсутствие иррадиации торможения на M_{120} . Можно даже отметить положительную индукцию на M_{120} , следующий за M_{80} (рис. 5, в).

Аналогичным образом изменяется динамика не только тормозного, но и возбудительного процесса. Одной из испытуемых во второй фазе гипноза (Е. С. С.) внушалось, что после определенного условного раздражителя безусловный раздражитель будет сильнее.

У испытуемой Е. С. С. внушение на заданный срок исследовалось 4 раза. Во всех этих случаях рефлекс исследовался не только в день внушения и в день выполнения «заказа», но и в промежуточные дни.

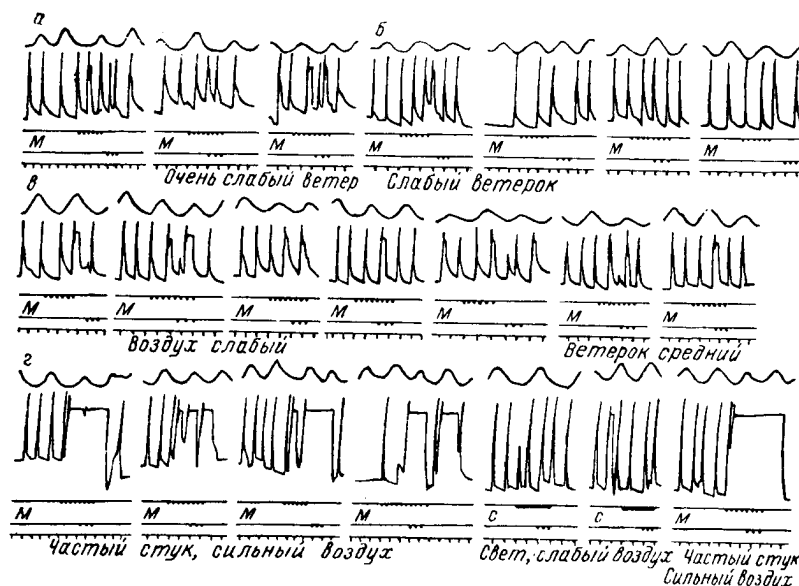


Рис. 6. Нарастающее к заданному двухнедельному сроку увеличение рефлексов при повторяющихся «положительных» внушениях. Исп. Е. С. С.

Обозначения те же, что на рис. 1 и в тексте.

Все внушения об усилении безусловного раздражителя после одного из условных делались на фоне резкого торможения как условного, так и безусловного рефлексов.

Первое внушение: «Когда придете к нам в следующую пятницу, после частого стука струя воздуха в глаз будет сильной» — осуществилось только в назначенный день. В промежуточные дни, как и в день внушения, рефлекс оставался заторможенным.

При следующем аналогичном исследовании уже можно было отметить незначительное, но постепенно нарастающее увеличение рефлексов в промежуточные дни и полное восстановление рефлексов в назначенный день.

В третий раз было сделано внушение с отставлением его реализации через две недели. Так, во вторник 26 I 1954 на фоне заторможенных условных и безусловных рефлексов (рис. 6, а),¹ было внушено в гипнозе: «Когда придете к нам в понедельник 8 февраля, после частого стука струя воздуха в глаз будет сильной». После пробуждения в день внушения рефлекс оставался заторможенным (рис. 6, б). Исследование

¹ Испытуемая Е. С. С. отличается обилием так называемых спонтанных миганий. Однако условные и безусловные рефлекс легко распознавались, так как в норме они проявлялись в виде длительного смыкания век.

в промежуточный день было проведено через неделю, 1 II 1954. Как видно на рис. 6, в, при ряде проб появились условные и безусловные рефлексy в виде затяжных миганий.

Полное осуществление внушения наступило в назначенный день — в понедельник 8 II 1954, через 2 недели (рис. 6, г). Как на M_{120} , так и на безусловный раздражитель испытуемая отвечает резким затяжным смыканием век. При этом внушение осуществляется строго локально: восста-навливаются рефлексy только на M_{120} . Условный рефлекс на свет, как и безусловный рефлекс после него остаются заторможенными. Осу-ществление внушения адекватно отразилось и во второй сигнальной си-стеме испытуемой. Если в день внушения она струю воздуха называет слабой, а в промежуточный день определяет ее то как слабую, то как сред-нюю, то в день осуществления «заказы» говорит, что струя воздуха после M_{120} была сильной, а после света по-прежнему слабой. Тот же ха-рактер изменения рефлексов наблюдался и при внушении с отставлением выполнения его через месяц.

Обычно у данной испытуемой внушение усиления безусловного раз-дражителя без указания определенного срока, сделанное на фоне затор-моженных рефлексов, приводило к полному восстановлению не только безусловного, но и условного рефлексa сразу же после пробуждения. Когда же аналогичное внушение связывалось с точно указанным сроком, полное восстановление рефлексов наступало только в обусловленный внушением день.

Как видно из приведенных данных, повторение подобного рода иссле-дований привело к тому, что частичное восстановление рефлексов начи-налось уже в промежуточные дни и постепенно усиливалось к назначен-ному внушением сроку.

Таким образом, внушение как отсутствия раздражителей, так и их усиления вызывает соответствующие изменения условных и безусловных рефлексов в обусловленный внушением срок.

Приведенные данные показывают, что внушения на заданный срок осуществляются, как и другие постгипнотические внушения, по меха-низму временной нервной связи. К. И. Платонов, касаясь вопроса о ме-ханизме так называемых косвенных внушений, указывает, что «исполнение внушенного оказывается связанным не только с определенным предметом..., но и с определенным моментом времени» (Платонов, 1957, стр. 36).

Экспериментально подтверждая предположение об условнорефлек-торном механизме подобного внушения, наши данные показывают, что мы имеем дело со сложным комплексным условным раздражителем, основ-ными элементами которого являются указанный в формуле внушения раз-дражитель и определенное внушением время отсутствия или усиления раздражителя. Для условнорефлекторного осуществления внушения тре-буется одновременное наличие всех или по крайней мере наиболее суще-ственных компонентов комплексного раздражителя, что мы и видим в на-ших исследованиях.

Однако, как это имеет место при условных рефлексaх на комплексные раздражители, условный рефлекс частично может осуществляться и на отдельные компоненты комплекса. По-видимому, результатом этого и являлось иногда наблюдавшееся нами частичное осуществление внуше-ния при действии раздражителя до наступления определенного внушением срока.

Интересно в этом отношении одно из наблюдений над испытуемой К. П. К. В понедельник 19 V 1952 (исследование № 231) ей было внушено

в гипнозе: «Завтра, во вторник, стука метронома не будет». После пробуждения в день внушения рефлексы не изменились (рис. 7, а). С целью выяснения роли времени как условного раздражителя нами был пропущен назначенный внушением день. Первое после внушения исследование было проведено через день, в среду 21 V 1952, а затем в последующие дни до следующего вторника. Уже в среду 21 V 1952 можно было отметить небольшое торможение условного рефлекса на M_{120} при некоторых пробах последнего. При этом испытуемая указывает, что стук метронома стал более тихим. При дальнейших исследованиях торможение условного рефлекса на M_{120} с каждым днем нарастало и достигло значительной

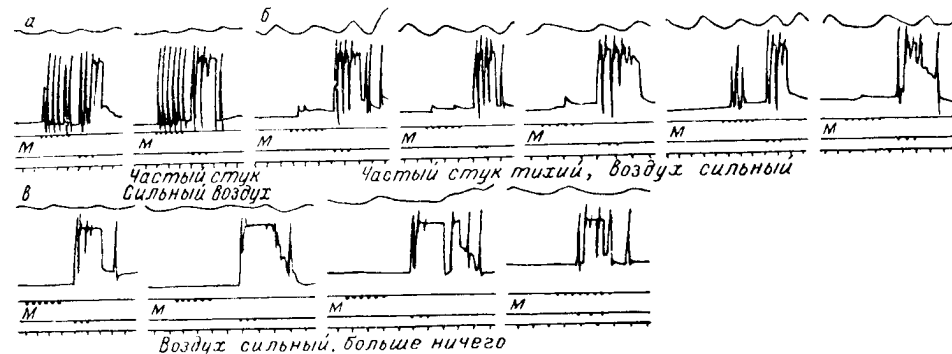


Рис. 7. Торможение рефлексов в одноименный день через неделю после заданного срока. Исп. К. П. К.

Обозначения те же, что на рис. 1 и в тексте.

глубины уже в субботу 24 V 1952 (исследование № 235) (рис. 7, б). Стук метронома испытуемая определяет как все более тихий. И, наконец, во вторник 27 V 1952, через неделю (исследование № 236), наступает полное торможение условного рефлекса на M_{120} (рис. 7, в) с адекватным отражением во второй сигнальной системе: испытуемая «не слышит» стука метронома.

Итак, мы видим, что поскольку внушение не было осуществлено в назначенный ближайший вторник, оно осуществилось в следующий вторник. Отсюда можно заключить, что в комплексном раздражителе «завтра во вторник» последний компонент сохранил свое условнотормозное значение до того момента, когда исследование было поставлено именно во вторник.

Факт нарастания торможения на M_{120} в течение недели до следующего вторника говорит о том, что сам по себе M_{120} как элемент комплекса также вызывал частичное тормозное действие в пределах указанного внушением срока. Однако полное торможение наступило только тогда, когда присоединился основной, по-видимому более сильный, компонент комплексного раздражителя.

Условнорефлекторный механизм осуществления внушения на заданный срок подтверждается также, как нам кажется, фактом частичного осуществления внушения в предшествующие заданному сроку дни, при условии повторения подобных внушений. Можно думать, что указанный внушением срок определяет длительность действия раздражителя, а осуществление внушения играет роль «подкрепления». По мере повторения исследований с внушением на заданный срок латентный период

этого условного рефлекса на заданное время сокращается и внушение по механизму временной нервной связи начинает осуществляться раньше на первосигнальный раздражитель, который как один из компонентов, определяющих характер внушения, также указан в формуле внушения. Об условнорефлекторном механизме осуществления внушения говорит и факт постепенно нарастающего изменения рефлексов соответственно внушению от начала к концу каждого опытного дня при повторении соответствующего раздражителя (рис. 4, б и в).

Таким образом, мы можем говорить в этих случаях о механизме запаздывающего условного рефлекса, где наличным раздражителем является обстановка эксперимента и постоянно подаваемые первосигнальные раздражители плюс фактор времени, приобретающий все большее значение по мере приближения к заданному внушением сроку.

Выводы

1. Внушение в гипнозе отсутствия или изменения интенсивности условного и безусловного раздражителей с указанием определенного срока наступления этих изменений приводит к соответствующему изменению условных и безусловных рефлексов, как правило, в указанный при внушении срок.

2. В некоторых случаях осуществление внушения начинается уже в день внушения и сохраняется до определенного внушением времени.

3. При повторении исследований с внушением на заданный срок соответствующие внушению изменения высшей нервной деятельности начинают возникать в промежуточные дни, постепенно нарастая, вплоть до полного осуществления внушения в назначенный срок.

4. Внушение на заданный срок, как и всякое постгипнотическое внушение, осуществляется по механизму временной нервной связи в форме запаздывающего условного рефлекса на сложный комплексный раздражитель, основным компонентом которого являются определенные внушением отдельные раздражители и назначенное время их изменения.

5. Для более полного осуществления внушения необходимо наличие всех основных компонентов комплексного раздражителя, обусловленного данным внушением.

ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерев В. М., Вестн. знания, в. 4, 1911.
 Картамышев А. И. Лечение кожных заболеваний внушением. Изд. Башк. кожно-вен. дисп., Уфа, 1942.
 Короткий И. И. и М. М. Сулова, Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 5, 1955.
 Крафт-Эбинг Р. Экспериментальное исследование в области гипнотизма. СПб., 1889.
 Павлов И. П. (1927), Полн. собр. соч., т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.
 Платонов К. П. Слово как физиологический и лечебный фактор. (Вопросы теории и практики психотерапии на основе учения И. П. Павлова). Изд. 2-е, Медгиз, М., 1957.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**МАТЕРИАЛЫ К ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ
ТИПОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

В. К. КРАСУСКИЙ

(Лаборатория экспериментальной генетики высшей нервной деятельности.
Заведующий — В. К. Красуский)

Вряд ли есть сейчас необходимость доказывать большое теоретическое и практическое значение созданного И. П. Павловым учения о типах нервной системы, определившего развитие проблемы высшей нервной деятельности и открывшего пути к пониманию механизма нервных расстройств. Понятен и тот интерес, который проявляется весьма широким кругом исследователей самых различных специальностей к изучению индивидуальных особенностей высшей нервной деятельности.

Сложность вопроса требует и разностороннего подхода к его разработке. Вопросы классификации типов нервной системы, характеристика основных свойств высшей нервной деятельности и их формирования в процессе онтогенеза, разработка методических приемов, позволяющих наиболее полно и точно оценивать типологические особенности нервной системы, а также сопоставление этих особенностей нервной деятельности с течением самых разнообразных физиологических процессов у животных, относящихся к разным типам нервной системы, и множество других вопросов нуждаются в тщательном исследовании и экспериментальном обосновании.

На изучении указанных вопросов в течение последних лет и было сосредоточено внимание нашей лаборатории. Предметом настоящего сообщения является изложение в общей форме результатов некоторых из этих исследований.

Первый вопрос, на котором необходимо остановиться и который в последнее время привлекает наше внимание, относится к классификации типов нервной системы. Наш интерес к нему обусловлен двумя моментами. Во-первых, в последние годы в литературе начали встречаться новые необоснованные обозначения типов нервной системы, не согласующиеся с принципами классификации И. П. Павлова, и, во-вторых, было показано, что у собак могут быть такие сочетания основных свойств высшей нервной деятельности, которые полностью не укладываются в павловскую классификацию типов нервной системы.

Введение новых обозначений типов нервной системы требует, конечно, строгого научного обоснования. Поэтому появление ничем не обоснованных новых названий типов нервной системы вряд ли может быть полезным. Примерами таких неоправданных нововведений могут служить высказывания некоторых исследователей о типах нервной системы бывших

у них под опытом собак. Так, например, В. Я. Кряжев одну из своих подопытных собак определяет как собаку «уравновешенного типа с преобладанием раздражительного процесса», а другую — как собаку «уравновешенного типа с преобладанием тормозного процесса» (Кряжев, 1955, стр. 25). Автор не учел, что уравновешенность нервных процессов исключает преобладание одного процесса над другим, а преобладание одного процесса над другим исключает их уравновешенность. Н. М. Рыбникова в автореферате своей диссертации пишет: «На основании произведенных проб и сшибок нервных процессов оказалось, что одна собака (Ронка) относилась к ослабленному типу нервной системы с преобладанием тормозных реакций, другая собака (Динка) — к сильному, возбудимому типу нервной системы и третья собака (Сойка) относилась к сильному, безудержному типу нервной системы» (Рыбникова, 1955, стр. 6). Понять, с какими типами нервной системы (если исходить из классификации их по И. П. Павлову) имели дело указанные выше авторы, не представляется возможным. Утверждать, что И. П. Павлов в созданной им классификации типов нервной системы абсолютно все предусмотрел, так же как утверждать, что после него в классификации типов ничего нового не может быть внесено, было бы ошибочным. Однако каких-либо экспериментально обоснованных данных для выделения не предусмотренных И. П. Павловым основных типов нервной системы в настоящее время еще не имеется.

С другой стороны, нас побудило заниматься экспериментальной разработкой этого вопроса то, что в лаборатории были обнаружены собаки сильного, неуравновешенного типа нервной системы с инертными нервными процессами. В литературе имеются уже отдельные описания условнорефлекторной деятельности собак с подобной характеристикой нервных процессов (Викт. К. Ф. доров, 1953, и др.) или указания на возможность такой их комбинации (Купалов, 1954), однако детальному анализу эта особенность высшей нервной деятельности еще не подвергалась.

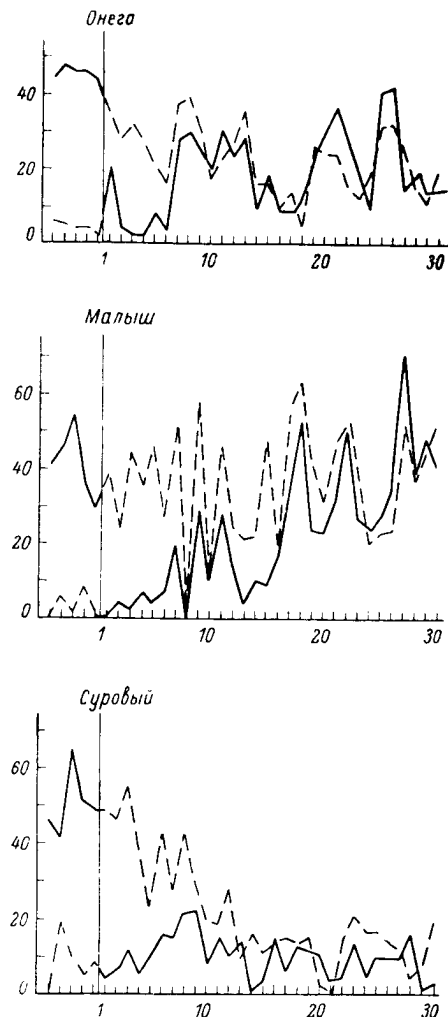


Рис. 1. Варианты инертности нервных процессов, встречающиеся у собак сильного (Онега), неуравновешенного типа нервной системы (Малыш) и выявляющиеся при переделке сигнального значения раздражителей (Суровый).

По оси абсцисс — номера опытов; по оси ординат — величина условного рефлекса (в дел. шк.). Сплошная линия — величина условного рефлекса на положительный раздражитель, прерывистая — на тормозный.

Специальное исследование подвижности нервных процессов у собак сильного, неуравновешенного типа нервной системы с инертными нервными процессами, проведенное Е. Ф. Мелиховой, показало, что среди собак этой группы инертность нервных процессов может быть в трех вариантах (рис. 1). В одном выступает инертность обоих нервных процессов (собака Онега), в другом — только возбудительного (собака Малыш) и в третьем — тормозного процесса (собака Суrowый). Каких-либо данных для того, чтобы указанные вариации инертности нервной системы можно было бы отнести за счет патологических проявлений в высшей нервной деятельности, у нас не имеется. Возможно, что дальнейшее исследование собак этой группы позволит среди представителей возбудимого типа нервной системы выделить вариацию с той или иной формой инертности нервных процессов. Встает также вопрос о возможности деления собак не только по уравновешенности в отношении силы нервных процессов, на что указывала уже Н. А. Рокотова (1954) и на что обратил серьезное внимание Б. М. Теплов (1956), но и по уравновешенности в отношении подвижности нервных процессов.

Второй вопрос, которому в лаборатории уделяется внимание, касается изучения соотношений между внешними формами поведения собак и типами нервной системы.

Если обратиться к самым ранним исследованиям в области изучения типов нервной системы, то, как известно, элементам внешнего поведения животных при характеристике типов нервной системы тогда придавалось большое значение. В более поздних работах (Розенталь, 1930; Иванов-Смоленский, 1932; Петрова, 1933; Выржиковский и Майоров, 1933; Зевальд, 1938, и др.) было показано, что характерные для собак слабого типа нервной системы формы внешнего поведения могут наблюдаться и у собак сильного типа, а собаки слабого типа могут внешне создавать впечатление сильных.

Данные о соотношении элементов внешнего поведения собак с характеристикой их типа нервной системы, определяемого с помощью разработанной системы функциональных испытаний в стереотипной обстановке эксперимента, были нами получены в нескольких исследованиях.

Одним из наиболее выраженных элементов внешнего поведения является двигательная активность животных. Используя актографическую методику, мы совместно с М. С. Алексеевой и Е. Ф. Мелиховой регистрировали двигательную активность 23 собак разного типа нервной системы в специально приспособленном для этого помещении вне каких-либо специальных воздействий на них.

Выразив двигательную активность процентом времени, затраченного на движения, мы получили у собак разного типа нервной системы такую ее степень: сильные, неуравновешенные — 15.9% (подвижные — 16.8%, инертные — 13.1%); сильные, уравновешенные, подвижные — 18.0%; сильные, уравновешенные, инертные — 6.9% и слабые — 17.7%. Существенное отличие в степени двигательной активности обнаруживается лишь у собак сильного, уравновешенного, инертного типа нервной системы. Если степень двигательной активности сопоставить по отдельности с каждым свойством нервной системы, то зависимость ее от уравновешенности и подвижности нервных процессов выступает в еще большей мере. Этого нельзя отметить в отношении силы нервных процессов (табл. 1).

Наши наблюдения показали также, что характер воспитания животных (содержание в свободных вольерах в общении друг с другом и человеком или в изоляции) сказывается на степени двигательной активности независимо от типа нервной системы. В пределах одного помета наиболь-

ТАБЛИЦА 1

Сильные	Слабые	Уравновешенные	Неуравновешенные	Подвижные	Инертные
15.70%	17.70%	12.50%	19.50%	18.60%	13.30%

пей двигательной активностью в наших опытах обладали собаки «свободного» воспитания. Следовательно, характеризовать типологические особенности высшей нервной деятельности по степени двигательной активности в условиях примененной методики не представляется возможным. Относительная характеристика уравновешенности и подвижности нервных процессов возможна лишь в том случае, если условия воспитания точно стандартизированы, что практически вряд ли осуществимо.

В другом исследовании, проведенном совместно с В. Н. Бурдиной и Д. А. Чебыкиным, изучалась зависимость формирования высшей нервной деятельности собак от условий их воспитания. По примеру опытов С. Н. Выржиковского и Ф. П. Майорова использовались «свободное» и «несвободное» воспитание собак. Опыты были проведены на 37 щенках, которые после отнятия от матери в течение полутора лет содержались одни — в условиях общения друг с другом и человеком и подвергались элементарной дрессировке, другие — в изолированных помещениях питомника. Тип нервной системы у всех собак определялся по достижении ими полутора лет.

Анализ результатов этих исследований не выявил каких-либо существенных различий в типологических особенностях высшей нервной деятельности собак этих групп. По основным свойствам нервной системы они распределены следующим образом (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Условия воспитания	Сильные	Слабые	Уравновешенные	Неуравновешенные	Подвижные	Инертные
При свободном воспитании	11	3	8	6	7	7
При несвободном воспитании	12	4	8	8	11	4

И несмотря на то, что в оценке свойств высшей нервной деятельности среди собак этих групп не обнаружилось существенных различий, по своему поведению они резко отличались друг от друга, что достаточно отчетливо видно из представленной ниже общей характеристики степени развития у них пассивно-оборонительного рефлекса (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Условия воспитания	Пассивно-оборонительный рефлекс	
	отсутствует или слабо выражен	отчетливо или резко выражен
При свободном воспитании . .	12	6
При несвободном воспитании . .	4	15

Из приведенных исследований можно сделать вывод, что элементы общего поведения собак комбинируются с разными типами нервной системы и, следовательно, не могут служить критерием типа. Отмечается различие в поведении при общем сходстве типа нервной системы и, наоборот, различия в типе нервной системы при общем сходстве в поведении.

Говоря о критериях, позволяющих оценивать типологические особенности высшей нервной деятельности, нельзя не сказать несколько слов еще об одном исследовании, имеющем прямой практический интерес.

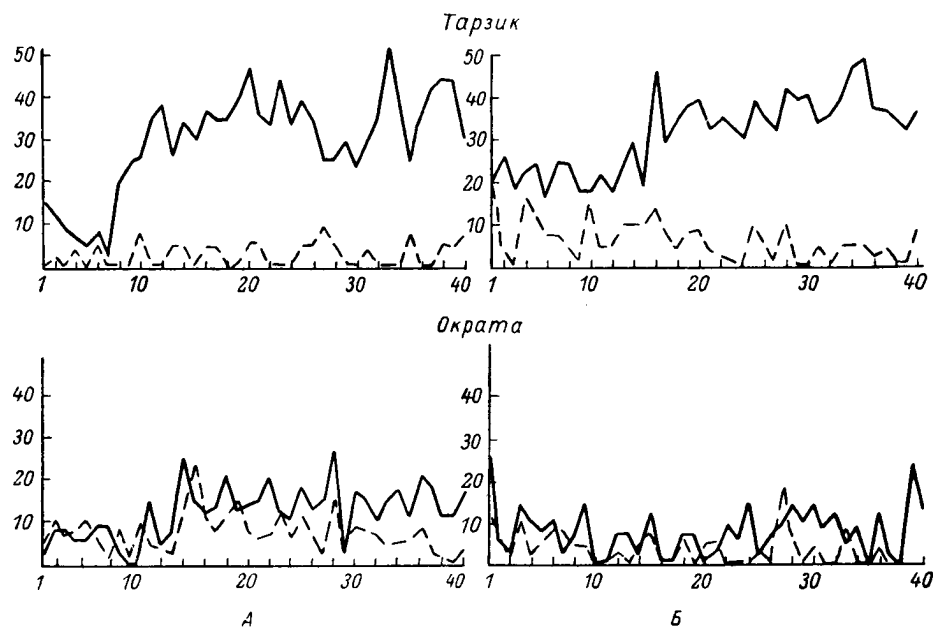


Рис. 2. Выработка дифференцировки по стереотипу условных рефлексов малого стандарта (А) и угашение одного из условных рефлексов при применении стереотипа из двух раздражителей (Б) у собак сильного (Тарзик) и слабого (Ократа) типов нервной системы.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Всем, сталкивающимся с необходимостью определения типа нервной системы у собак, известно, как много требуется для этого затратить времени. Поэтому одной из задач, которую мы поставили перед собой, является изыскание методик, позволяющих определять тип в возможно более короткий срок. Этому вопросу была посвящена работа В. Н. Бурдиной, применившей новую схему определения типа нервной системы, разработанную Викт. К. Федоровым (1955) применительно к опытам на мышах.

Этой схемой предусматривается выработка условных рефлексов на два условных раздражителя, адресованных к разным анализаторам. Затем один из этих условных рефлексов угашается. В дальнейшем производится переделка сигнального значения обоих условных раздражителей, после чего на фоне установившейся на определенном уровне условно-рефлекторной деятельности проводятся испытание кофеином, удлинение действия тормозного раздражителя, изменение порядка чередования положительного и тормозного раздражителей и сшибка нервных процессов.

Как показали опыты, проведенные пока еще только на 7 собаках, тип нервной системы которых был предварительно определен по малому

стандарту, время, затрачиваемое на определение типа нервной системы по этой схеме, значительно сокращается — примерно до 4 мес. Качество оценки свойств нервной системы при этом несколько не страдает, что видно из рис. 2 и 3. Наоборот, эта методика имеет свои преимущества, состоящие в большем постоянстве фона условнорефлекторной деятельности и индукционных отношений, вследствие стереотипного чередования двух условных рефлексов — положительного и тормозного.

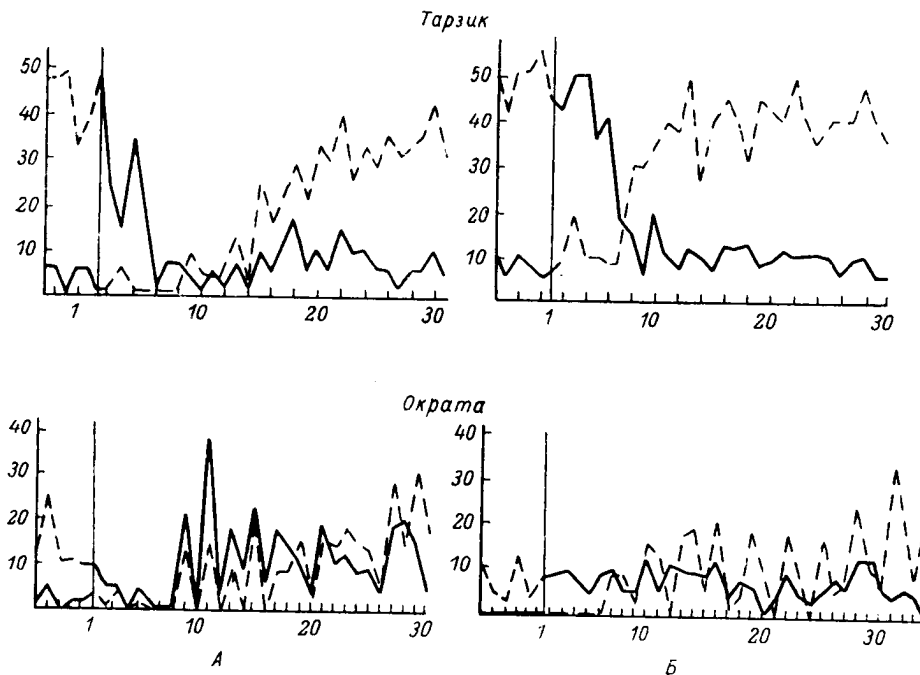


Рис. 3. Переделка сигнального значения условных раздражителей по стереотипу условных рефлексов малого стандарта (А) и по стереотипу из двух раздражителей (Б) у тех же собак.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Особое место в наших исследованиях занимает вопрос о действии бромистого натрия на высшую нервную деятельность собак разного типа нервной системы, изучаемый Т. Ф. Комаровой. Решение этого вопроса требует множества дополнительных исследований, связанных с особенностями обмена брома в организме. К настоящему времени установлено несколько заслуживающих внимания фактов.

1. Повышение концентрации брома в крови после однократного введения бромистого натрия регос у разных собак происходит по-разному. У одних концентрация брома достигает максимума через один час и держится на этом уровне в течение суток; у других, быстро нарастая в течение первого часа, достигает максимума к третьему часу после введения, а затем начинает постепенно снижаться; у третьих, наоборот, концентрация брома в крови медленно повышается в первый час после его введения и затем, в течение следующих двух часов достигает своего предела с последующим удерживанием на этом уровне в течение суток (рис. 4). Эти данные показывают, что применение бромистого натрия для выявления силы

тормозного процесса через 1 час после введения его в организм, как это предусмотрено «большим» стандартом для определения типа нервной системы, может привести к тому, что анализ силы тормозного процесса при одной и той же его дозе окажется проведенным у разных собак на фоне различной концентрации брома в крови. Установить зависимость между скоростью повышения концентрации брома в крови при однократном его введении и типами нервной системы не удалось.

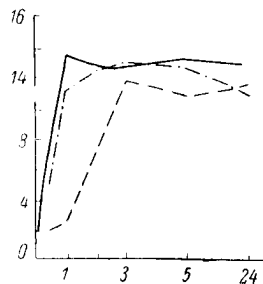


Рис. 4. Характер повышения концентрации брома в крови у разных собак после однократного применения бромистого натрия.

По оси абсцисс — часы опытов; по оси ординат — количество Br в мг%.

2. Уровень брома в крови при введении бромистого натрия из расчета на килограмм живого веса собаки находится в прямой зависимости от величины его дозы, что видно из следующих данных (табл. 4).

Следовательно, при применении однократных доз бромистого натрия для характеристики силы тормозного процесса его необходимо дозировать из расчета на килограмм живого веса собаки, что даст возможность устанавливать различия в характере условнорефлекторной деятельности в равных условиях эксперимента для всех собак.

3. Уровень брома в крови после однократного применения бромистого натрия оказывается повышенным в течение 20 и более дней. Заметных различий в скорости выведения брома из организма у собак разного типа нервной системы не обнаруживается (табл. 5).

При применении меньших доз бромистого натрия выведение его из организма происходит несколько быстрее.

ТАБЛИЦА 4

№ собаки	Вес собаки	Доза NaBr на 1 кг (в г)	Всего дано NaBr (в г)	Уровень брома в крови (в мг%)
1	23.7	0.2	4.74	27.5
2	19.1	0.2	3.82	23.7
3	11.3	0.2	2.27	26.2
3	11.3	0.3	4.38	33.0

ТАБЛИЦА 5

Тип нервной системы	Уровень брома в крови в мг% при введении его из расчета 0.3 г/кг					
Сильный . . .	42.0	24.0	13.5	6.9	4.6	1.7
Слабый . . .	40.0	30.3	18.7	9.5	7.3	3.1
Дни после введения . .	1-й	4-й	8-й	12-й	16-й	21-й

Мы долго не могли установить причин чрезвычайного разнообразия в действии бромистого натрия на высшую нервную деятельность собак в случаях повторного его применения через короткие интервалы времени (Красуский, 1953). Теперь нам понятно, что это было следствием того, что каждая повторная доза бромистого натрия применялась на фоне

повышенного уровня брома в крови от предшествующей дозы, причем у разных собак этот уровень мог быть различным.

4. При изучении хронического действия бромистого натрия на высшую нервную деятельность собак разного типа нервной системы он применялся в дозах 0.3, 0.6 и 1.0 г ежедневно.

Как выяснилось в этих опытах, при одинаковых дозах бромистого натрия уровень брома в крови собак независимо от типа нервной системы достигает примерно одного и того же предела. Но скорость повышения концентрации брома в крови при такой форме его применения у собак разного типа нервной системы различна. У собак слабого типа нервной системы повышение концентрации брома в крови заканчивается к 10—12-му дню после начала его применения, удерживаясь в дальнейшем на этом предельном уровне. У собак сильного типа нервной системы повышение уровня брома в крови происходит плавно на всем протяжении его применения в течение 18—24 дней (рис. 5).

Изменения высшей нервной деятельности при хроническом применении бромистого натрия наступали раньше и были более сильно выражены у собак слабого типа нервной системы, нежели у сильных. Это особенно четко выявилося при применении его ежедневно в дозе 1.0 г, что видно из следующих данных (табл. 6).

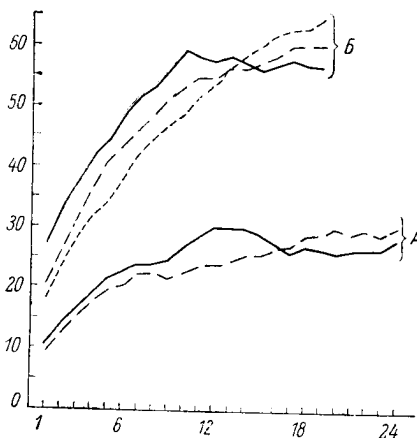


Рис. 5. Повышение уровня брома в крови собак при хроническом применении бромистого натрия.

По оси абсцисс — дни опытов; по оси ординат — количество Br в мг%. А — доза бромистого натрия 0.3 г/кг ежедневно; Б — 0.6 г/кг ежедневно. Сплошные линии — концентрация брома в крови собак слабого типа нервной системы; прерывистые — собак сильного типа.

ТАБЛИЦА 6

Тип нервной системы	Количество дней применения бромистого натрия	На который день наступили изменения в высшей нервной деятельности	Уровень брома в крови (в мг%), при котором наступили изменения в высшей нервной деятельности
Сильный . . .	52	Изменений не обнаружено.	46.0
Средняя сила нервных процессов . . .	49	31-й	45.5
Слабый . . .	11	11-й	32.5

При ежедневном применении возрастающих доз бромистого натрия, рассчитанного на килограмм веса, собаки получали его в общей сложности от 67 до 94 г. Бром в крови в этих случаях достигал концентрации 160—240 мг% к 14-му дню после начала его применения. К этому времени у всех собак слабого типа нервной системы наблюдались явления интоксикации, чего не было у собак сильного типа. Еще до появления признаков бром-

ной интоксикации у собак слабого типа нервной системы наступали резкие нарушения высшей нервной деятельности. У собак сильного типа нарушений или не отмечалось, или они были незначительны и кратковременны.

Приведенные нами результаты некоторых исследований по изучению действия бромистого натрия свидетельствуют о существенных различиях в его влиянии на высшие отделы головного мозга у собак разного типа нервной системы. Имеются основания считать, что обмен брома в организме собак разного типа нервной системы протекает по-разному. Установленные факты могут быть полезными при назначении бромистого натрия в лечебных целях и как вещества, используемого для оценки силы тормозного процесса при определении типа нервной системы.

Физиологические различия, обнаруживаемые у собак, относящихся к разным типам нервной системы, основываются в настоящее время исключительно на различиях в характере их условнорефлекторной деятельности. Естественно предполагать, что в течении безусловнорефлекторных реакций, на базе которых формируются условные рефлексы, типологические особенности нервной системы должны отражаться в меньшей степени. Некоторые имеющиеся в нашем распоряжении факты подтверждают это предположение.

Так, Т. Ф. Комаровой было установлено, что переключение деятельности околоушной железы собаки с оборонительной секреции на пищевую происходит у собак разного типа нервной системы по-разному. Реакция эта основана на разном содержании общего азота в слюне: незначительном — при раздражении слизистой оболочки ротовой полости слабым раствором соляной кислоты и значительном — при приеме пищи. Приспособляемость к смене этих раздражений, проявляющаяся в большем возрастании азота в слюне собак сильного типа нервной системы по сравнению с собаками слабого типа, выражается довольно отчетливо, что видно из следующих данных (табл. 7).

Не менее интересные данные получены И. П. Пшеничным, изучавшим течение кожной воспалительной реакции, вызванной наложением на внутреннюю поверхность бедра собак контаридинового пластыря. Проводя эти опыты, мы исходили из соображений, что специфические особенности высшей нервной деятельности не могут не сказаться на течении воспалительного процесса, участие нервной системы в котором не вызывает сомнений.

В этой работе, проведенной на 17 собаках разного типа нервной системы, производилась оценка степени воспалительной реакции, характер ее течения и изучался клеточный состав воспалительного пузырька. Опыты показали наличие определенных различий в характере изучаемой реакции

ТАБЛИЦА 7

Концентрация азота в слюне (в мг%)							
собаки сильного типа				собаки слабого типа			
№ собаки	при секреции		во сколько раз увеличилось содержание N	№ собаки	при секреции		во сколько раз увеличилось содержание N
	оборонительной	пищевой			оборонительной	пищевой	
1	10	66	6.6	1	36	83	2.3
2	11	55	5.5	2	26	56	2.1
3	30	116	3.8	3	26	56	2.1
4	12	61	5.0	4	15	40	2.7

у собак разного типа нервной системы. У собак сильного, неуравновешенного, подвижного и сильного, уравновешенного, подвижного типов нервной системы максимальная степень развития воспалительной реакции наступает в течение первых суток от момента начала раздражения кожи контаридином, в то время как у собак сильного, уравновешенного, инертного и слабого типов нервной системы имеется длительный латентный период, достигающий 3—4 суток. Степень воспалительной реакции наибольшая у собак неуравновешенного типа и наименьшая у собак слабого типа нервной системы, у которых воспалительная реакция внешне была почти незаметной. Сильные, уравновешенные собаки занимают по степени воспалительной реакции среднее место. Изучение этого явления мы продолжаем с большим охватом характеризующих его показателей и применением более точно дозируемых раздражителей.

Подобную же картину мы получили в исследовании, проведенном совместно с В. С. Галкиным и В. В. Захаровой. Мы нанесли однородную травму мозгового вещества собакам сильного и слабого типов нервной системы. Две собаки были убиты на пятый и две на тридцатый дни после операции, т. е. в раннем и позднем периоде после травмирования мозга. Микроскопическое исследование мозгов показало, что у собак сильного типа нервной системы в мозговом веществе имеют место явления воспалительного характера, в то время как у собак слабого типа признаков воспаления не обнаружено.

Вот некоторые итоги наших работ в области изучения типов нервной системы у собак, которые мы считали необходимым сообщить и которые, по нашему мнению, представляют известный научный интерес. Мы не касаемся еще ряда вопросов и в том числе результатов исследования сердечного и дыхательного компонентов пищевых условных рефлексов, проводимого Е. Ф. Мелиховой, и явлений иррадиации и концентрации нервных процессов у собак разного типа нервной системы, изучавшихся Л. Х. Таланиной и Т. Е. Колосовой.

Как показывают наши исследования, типологические особенности нервной системы проявляются в самых разнообразных функциях организма и процессах, протекающих в нем, и поэтому могут быть изучаемы самыми различными методическими приемами. Это открывает неограниченные возможности для изучения индивидуальных особенностей высшей нервной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Выржиковский С. Н. и Ф. П. Майоров, Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. V, 1933.
 Зевальд Л. О., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. VIII, 1938.
 Иванов-Смоленский А. Г., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. IV, вып. 1 и 2, 1932.
 Красуский В. К., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
 Кряжев В. Я. Высшая нервная деятельность в условиях общения. Медгиз, М., 1955.
 Купалов П. С., Журн. высш. нервн. деят., т. IV, в. 1, 1954.
 Петрова М. К., Арх. биол. наук, т. XXXIV, в. 1—3, 1933.
 Розенталь И. С., Арх. биол. наук, т. XXX, в. 1, 1930.
 Рокотова Н. А., Физиол. журн. СССР, т. XL, № 6, 1954.
 Рыбникова Н. М. Изменение всасывания глюкозы и воды в кишечнике при различном функциональном состоянии коры головного мозга. Автореф. дисс. Л., 1955.
 Теплов Б. М., сб. «Типологические особенности высшей нервной деятельности человека», Изд. АПН РСФСР, М., 1956.
 Федоров Викт. К., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
 Федоров Викт. К. К физиологии высшей нервной деятельности мышей. Дисс. Л., 1955.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ОБЩЕГО РЕНТГЕНОВСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ
НА ВЫСШУЮ НЕРВНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СОБАК**

Н. Я. ЛИПАТОВА и Ф. П. МАЙОРОВ

(Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Ф. П. Майоров)

Задачей настоящей работы являлось выяснить влияние общего рентгеновского облучения разовыми дозами в 200, 400, 500 г на высшую нервную деятельность собак, ранее не облучавшихся, по сравнению с собаками, облученными в прежних опытах различными дозами, и параллельно проследить за изменением количества лейкоцитов в крови.

Методика

Опыты проводились на собаках по пищевой секреторной методике в условиях звукопроницаемой камеры. 4 собаки ранее подвергались общему облучению различными дозами рентгеновых лучей (табл. 1), 2 из них (Пират и Барсик) подвергались местному облучению шеи. 2 собаки ранее не облучались. Перед облучением собаки приучались к обстановке рентгеновского кабинета и к шуму мотора. Время облучения животных было следующее: при дозе 200 г — 33.2 мин., 400 г — 75.6 мин. и 500 г — 91 мин.

Кровь для анализа бралась после опыта из уха животного несколько раз в течение месяца до облучения, через час и через два часа после облучения ежедневно в течение 5 дней и затем через 3—5 дней в дальнейшем.

Для облучения применялся рентгенотерапевтический аппарат РУМ-3.

Условия облучения были следующие: напряжение 178 кВ, сила тока 10 ма, фильтры 0.5Cu+1.0Al, поле облучения общее, 78 см в диаметре, кожно-фокусное расстояние 100 см, мощность дозы — 3.4 г/мин.

Результаты исследования

Р у с л а н. По проведенным испытаниям эта собака может быть отнесена к уравновешенному, подвижному, средней силы типу нервной системы с выраженным пассивно-оборонительным поведением. В выработанном стереотипе раздражители располагались в следующем порядке: звонок, свет, M_{120} , M_{80} (дифференцировка), звонок, свет.

Надо отметить, что несмотря на то, что после последнего облучения прошло 15 месяцев, условнорефлекторная деятельность Руслана оставалась на более низком уровне, чем до облучения.

Облучение разовой дозой в 400 г было произведено 10 IV 1957 и сразу вызвало снижение условных рефлексов на следующий день и еще более резкое снижение с развитием гипнотизации и с отказами от еды через месяц (табл. 2).

Как видно из приведенной таблицы, понижение корковой возбудимости под влиянием облучения было длительным, и устранить гипнотизацию не

ТАБЛИЦА 1

Кличка животного	Дозы, примененные в предыдущих опытах	Даты и дозы облучений, применяемые в производимых опытах		
Пират.	150 г, по 12.5 г в день. 300 » » 25 » » » 300 » » 50 » » » 600 » » 50 » » » 600 » » 100 » » » 200 » (однократная доза).	15 I 1957, 400 г	10 IV 1957, 500 г	—
Барсик.	300 г, по 25 г в день. 300 » » 50 » » » 600 » » 50 » » » 600 » » 100 » » » 200 » (однократная доза). 400 г, по 200 г в день.	10 I 1957, 400 г	—	—
Руслан.	600 г, по 50 г » » 600 » » 100 » » » 200 г (однократная доза). 400 г, по 200 г в день.	10 IV 1957, 400 г	9 II 1958, 500 г	12 VI 1958, 500 г
Черныш.	600 г, по 100 г в день. 200 » (однократная доза). 400 г, по 200 г в день. 400 г » » » » »	26 XII 1956, 400 г	16 IV 1957, 500 г	26 III 1958, 500 г
Реглан.	—	6 V 1957, 200 г	6 IV 1958, 500 г	28 X 1958, 400 г
Ветер.	—	22 VI 1958, 500 г	29 X 1958, 500 г	—

ТАБЛИЦА 2

Средняя (за 10 дней) величина условных рефлексов (в дел. пик.) у собаки Руслан после 1-го облучения

Условный раздражитель	Перед облучением (опыты №№ 794—803)	Сразу после облучения (опыты №№ 804—813)	Через 1 мес. после облучения (опыты №№ 825—835)	Через 5 мес. после облучения (опыты №№ 847—856)	Через 10 мес. после облучения (опыты №№ 934—943)
Звонок . . .	38	30	7	11	18
Свет . . .	30	20	5	12	31
M ₁₂₀ . . .	40	30	17	25	38
M ₆₀ . . .	3	3	2	2	10
Звонок . . .	36	24	8	11	30
Свет . . .	24	17	6	10	29
Сумма .	168	121	43	69	146

удалось, несмотря на неоднократные попытки (путем перевода на короткоотставленные рефлексы и предоставление длительного отдыха). Величина условных рефлексов оставалась несколько ниже, чем до облучения. Количество лейкоцитов в крови у Руслана перед этим облучением было

в норме. На следующий день после облучения наблюдалось уменьшение количества лейкоцитов с наибольшим снижением их к 12-му дню, затем постепенно с большими колебаниями в течение нескольких месяцев отмечалось восстановление их. Полное восстановление числа лейкоцитов наступило через 8 мес.

Следующее облучение Руслана разовой дозой в 500 г было произведено 9 II 1958 на сниженном фоне условнорефлекторной деятельности и при наличии легкой гипнотизации (парадоксальные фазы) (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Средняя (за 10 дней) величина условных рефлексов
(в дел. шк.) у собаки Руслан после 2-го облучения

Условный раздражитель	Перед облучением (опыты №№ 940—950)	Сразу после облучения (опыты №№ 952—961)	Через 2 мес. (опыты №№ 1004—1013)
Звонок	17	17	40
Свет	27	24	29
M ₁₂₀	36	32	37
M ₆₀	5	4	4
Звонок	25	23	38
Свет	29	22	29
Сумма	134	118	173

Из табл. 3 видно, что данное облучение вызвало лишь незначительное снижение величины условных рефлексов в течение 1,5 мес., а затем наступило повышение их до исходного уровня и даже выше последнего, с хорошо выраженными силовыми отношениями. Изменение картины крови было более резким, чем после первого облучения. Количество лейкоцитов снизилось уже через 2 часа после облучения и еще уменьшилось в дальнейшем. Наибольшее снижение наблюдалось к 10-му дню после облучения и затем с колебаниями вернулось к норме к концу 4-го месяца. Через 5 мес. после облучения на хорошем фоне условнорефлекторной деятельности Руслан был вновь подвергнут облучению разовой дозой в 500 г. В резуль-

ТАБЛИЦА 4

Средняя (за 10 дней) величина условного рефлекса (в дел. шк.) у собаки Руслан после 3-го облучения

Условный раздражитель	Перед облучением (опыты №№ 1033—1042)	Сразу после облучения (опыты №№ 1043—1052)	Через 10 дней после облучения (опыты №№ 1053—1062)	Через 1 мес. после облучения (опыты №№ 1067—1076)	Через 5 мес. после облучения (опыты №№ 1100—1109)
Звонок	41	35	46	16	15
Свет	35	29	31	8	19
M ₁₂₀	36	28	35	15	17
M ₆₀	2	3	3	3	3
Звонок	30	17	27	11	18
Свет	28	20	28	5	13
Сумма	170	129	167	55	82

тате облучения наблюдалось снижение условных рефлексов на следующий день и в течение 7 последующих дней, затем возвращение их величины к исходному фону в продолжение двух недель с последующим резким снижением, развитием гипнотизации и отказом от еды в течение 6 мес. (табл. 4).

Снижение количества лейкоцитов в крови отмечалось на следующий день с наибольшим уменьшением их к 9-му дню после облучения. Затем в течение продолжительного времени наблюдалось незначительное увеличение их.

Ч е р н ы ш. Собака может быть отнесена к сильному неуравновешенному типу высшей нервной деятельности с преобладанием процесса возбуждения. Порядок раздражителей был такой же, как у предыдущей собаки. 26 XII 1956 Черныш был подвергнут облучению разовой дозой в 400 г на нормальном фоне условнорефлекторной деятельности (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Средняя (за 10 дней) величина условных рефлексов
(в дел. шк.) у собаки Черныш после 1-го облучения

Условный раздражи- тель	Перед облу- чением (опыты №№ 641—650)	На следую- щий день после облу- чения (опыт № 652)	Через 10 дней после облучения (опыты №№ 664—673)	Через 3 мес. после облу- чения (опыты №№ 711—721)
Звонок . . .	41	29	47	34
Свет . . .	31	7	39	31
M ₁₂₀ . . .	31	19	41	31
M ₆₀ . . .	10	9	10	8
Звонок . . .	33	11	35	31
Свет . . .	25	9	29	23
Сумма . . .	161	75	191	150

Как видно из приведенной таблицы, резкое снижение условных рефлексов наблюдалось лишь в следующий после облучения день. Затем величина их вернулась к норме и в течение 20 дней была даже несколько выше нормальной. В первые 2 дня после облучения наблюдалось увеличение количества лейкоцитов в крови, затем уменьшение с наибольшим снижением к 15-му дню после облучения. Полное восстановление их до нормы можно было отметить через 2 мес.

В апреле 1957 г. Черныш был подвергнут общему облучению дозой 500 г. В результате данного облучения наблюдалось медленное с большими колебаниями уменьшение величины условных рефлексов с постепенным развитием гипнотизации (отказы от еды, полные или частичные) (табл. 6).

Такое снижение корковой возбудимости в результате вторичного облучения отмечалось в течение 11 мес. К концу этого срока удалось лишь устранить гипнотизацию, величина же условных рефлексов, как видно из приведенной таблицы, оставалась значительно ниже исходного уровня. Количество лейкоцитов в крови снижалось постепенно с первого дня после облучения, достигнув минимума к 12-му дню, затем в течение длительного времени наблюдалось то повышение, то понижение количества лейкоцитов, но на низком уровне.

ТАБЛИЦА 6

Средняя (за 10 дней) величина условных рефлексов (в дел. шк.)
у собаки Черныш после 2-го облучения

Условный раздражитель	Перед облучением (опыты №№ 719—728)	Сразу после облучения (опыты №№ 729—738)	Через 1 мес. после облучения (опыты №№ 748—757)	Через 5 мес. после облучения (опыты №№ 789—798)	Через 11 мес. после облучения (опыты №№ 923—932)
Звонок . . .	37	31	27	20	26
Свет	31	26	20	16	13
M ₁₂₀	32	30	24	17	18
M ₆₀	8	11	8	6	10
Звонок . . .	30	28	22	10	24
Свет	23	20	14	6	13
Сумма . . .	153	135	107	75	94

Следующее облучение Черныша вновь дозой в 500 г было произведено в марте 1958 г. на низком фоне условнорефлекторной деятельности и при наличии лейкопении.

Сразу после облучения отмечалось незначительное снижение величины условных рефлексов в течение 25 дней, затем величина их вернулась к исходному фону, и в течение 9 мес. условные рефлексы оставались низкими, с периодически возникающей легкой гипнотизацией (частичные отказы от еды) (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

Средняя (за 10 дней) величина условных рефлексов (в дел. шк.)
у собаки Черныш после очередного облучения

Условный раздражитель	Перед облучением (опыты №№ 923—932)	Сразу после облучения (опыты №№ 935—944)	Через 1 мес. после облучения (опыты №№ 956—965)	Через 3 мес. после облучения (опыты №№ 981—990)	Через 8 мес. после облучения (опыты №№ 1030—1039)
Звонок . . .	26	19	25	24	26
Свет	13	15	19	18	18
M ₁₂₀	18	17	23	23	20
M ₆₀	10	8	12	9	2
Звонок . . .	24	23	30	28	25
Свет	13	11	13	17	14
Сумма . . .	94	85	110	110	103

Количество лейкоцитов в крови резко уменьшилось на следующий день, с наибольшим снижением к 20-му дню после облучения. Затем все время наблюдались колебания их величин на низком уровне.

Р е з л ь т а т ы . Собака может быть отнесена к возбудимому, средней силы типу нервной системы, с плохой подвижностью нервных процессов. До настоящих опытов рентгеновскому облучению не подвергался. Условнорефлекторная деятельность характеризовалась довольно высокими неустойчивыми условными рефлексами, с хорошо выраженными силовыми отно-

нениями. Дифференцировка никогда не была полной. Раздражители в стереотипе были следующие: звонок, свет, M_{120} , M_{60} (дифференцировка), звонок, свет. Облучение Реглана разовой дозой в 200 г было произведено в мае 1957 г. и вызвало снижение условных рефлексов. Далее наблюдались колебания их величин в течение нескольких месяцев (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Средняя (за 10 дней) величина условных рефлексов
(в дел. шк.) у собаки Реглан после 1-го облучения

Условный раздражитель	Перед облучением (опыты №№ 277—286)	Сразу после облучения (опыты №№ 287—296)	Через 1 мес. после облучения (опыты №№ 314—323)	Через 5 мес. после облучения (опыты №№ 334—343)
Звонок . . .	45	34	24	33
Свет	23	12	8	17
M_{120}	26	17	12	14
M_{60}	7	5	2	5
Звонок . . .	33	20	15	21
Свет	20	12	11	13
Сумма . . .	147	95	70	98

Иногда наблюдались частичные или полные отказы от еды. Количество лейкоцитов в крови несколько снизилось на следующий день и затем с колебаниями полностью восстановилось к концу месяца.

В апреле 1958 г. Реглан был подвергнут облучению дозой в 500 г на сниженном фоне условнорефлекторной деятельности (табл. 9).

ТАБЛИЦА 9

Средняя (за 10 дней) величина условных рефлексов
(в дел. шк.) у собаки Реглан после 2-го облучения

Условный раздражитель	Перед облучением (опыты №№ 467—476)	Сразу после облучения (опыты №№ 477—486)	Через 1 мес. после облучения (опыты №№ 497—506)	Через 3 мес. после облучения (опыты №№ 534—543)
Звонок . . .	39	29	46	44
Свет	18	8	22	33
M_{120}	19	6	19	35
M_{60}	5	11	4	11
Звонок . . .	26	15	31	40
Свет	14	8	16	24
Сумма . . .	116	66	134	176

Как видно из приведенной таблицы, сразу после облучения величины условных рефлексов резко снизились в течение двух недель, затем вернулись к исходному фону и даже превысили его. Надо отметить, что сразу же после облучения наблюдалось растормаживание дифференцировки. Количество лейкоцитов резко снизилось на следующий день с наибольшим умень-

шением их к 12-му дню после облучения. В течение 6 мес. наблюдалось постепенное восстановление картины крови, но к следующему облучению количество лейкоцитов оставалось все же ниже нормы.

В октябре 1958 г. Реглан был вновь облучен разовой дозой в 400 г, в результате чего наблюдалось резкое снижение условных рефлексов уже на следующий день с развитием гипнотизации и негативизма к концу месяца (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10
Средняя (за 10 дней) величина условных рефлексов
у собаки Реглан после 3-го облучения

Условный раздражитель	Перед облучением (опыты №№ 558—567)	Сразу после облучения (опыты №№ 568—577)	Через 1 мес. после облучения (опыты №№ 593—602)
Звонок	57	36	35
Свет	39	10	12
M ₁₂₀	34	10	10
M ₆₀	6	5	4
Звонок	45	21	17
Свет	29	10	5
Сумма	204	87	79

Отмечалось повышение количества лейкоцитов в крови в первые 2 часа после облучения с резким снижением их на следующий день. Наибольшее снижение наблюдалось к 6—7-му дню. В опытах на остальных трех собаках были получены аналогичные данные.

Из приведенного фактического материала можно сделать следующее заключение.

Общее облучение собак дозами в 200, 400 и 500 г вызывало у всех собак кратковременное или длительное снижение условных рефлексов.

В некоторых случаях за фазой резкого угнетения условнорефлекторной деятельности наблюдалась фаза возбуждения. У всех собак с каждым последующим облучением все более и более понижалась корковая возбудимость. Безусловные рефлексы при этом существенно не изменялись.

Дифференцировка растормозилась лишь у одной собаки после одного облучения.

Изменения со стороны крови повторно облученных животных являются более выраженными и развиваются быстрее, чем у животных после однократного облучения.

У многократно облученных животных развивается лейкопения.

Описанные изменения высшей нервной деятельности надо рассматривать как одно из проявлений лучевой болезни.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. П. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ УСЛОВНЫХ
И БЕЗУСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПРИ РАЗНЫХ ФАЗАХ ГИПНОЗА
У ЧЕЛОВЕКА**

А. И. МАРЕНИНА

(Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Ф. П. Майоров)

Еще в 1936 г. Люмис, Харвей и Хобарт (Loomis, Harvey a. Hobart, 1936) обратили внимание на то, что звук при сочетании его со светом вызывает депрессию альфа-ритма в картине потенциалов головного мозга человека, между тем как звук сам по себе не вызывает никаких изменений.

На этот факт несколько позже указывали и другие зарубежные исследователи (Travis a. Egan, 1938; Knott a. Henry, 1941; Jasper a. Shagass, 1941; Motokawa a. Huzimori, 1949, и др.).

Наши советские исследователи (Беритов и Воробьев, 1943; Ливанов, 1944; Шпильберг, 1947; Русинов, 1951; Гершуни, 1955) показали, что угнетение альфа-волн может быть вызвано звуком после ряда сочетаний звука со светом.

Многочисленные исследования ряда авторов показали, что при снятии электроэнцефалограммы у человека в состоянии относительного покоя регистрируются альфа-волны, особенно хорошо выраженные при затылочном отведении. Можно полагать, что наличие альфа-волн в электроэнцефалограмме говорит о наличии относительной уравновешенности процессов возбуждения и торможения в мозгу.

Известно, что нормальной реакцией на различные, достаточно сильные внешние или внутренние раздражения является угнетение альфа-волн, их уменьшение или исчезновение. Такое влияние света было принято нами как безусловный рефлекс. В качестве светового раздражителя применялось освещение лампой, находившейся на расстоянии $2\frac{1}{2}$ м от лица испытуемого, так, чтобы испытуемый не мог видеть самого источника света. Освещенность в зоне головы испытуемого равнялась 20 люксам. Для выработки условного рефлекса был взят звук средней силы от звукового генератора (ЗГ-10) 450 гц. Сам по себе звук не вызывал у испытуемых отклонений в картине потенциалов головного мозга.

Всего было проведено 278 исследований на 81 испытуемом. Условный рефлекс вырабатывался в состоянии бодрствования, а затем наблюдался как в состоянии бодрствования, так и в состоянии гипнотического сна в разных его стадиях.

Ниже приводится ряд рисунков, демонстрирующих образование условного рефлекса на блокаду альфа-ритма.

На рис. 1 видно, что депрессия альфа-волн появляется уже при действии звукового условного раздражителя, т. е. картина потенциалов головного мозга отображает образование условного рефлекса.

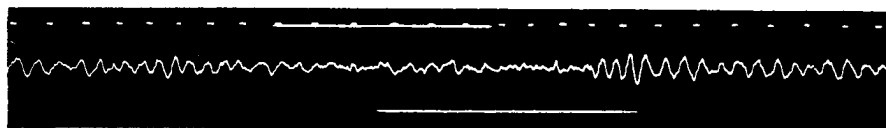


Рис. 1. Влияние звукового и светового раздражителей на электроэнцефалограмму испытуемой Л. в бодрствующем состоянии после выработки условного рефлекса.

После выработки условного рефлекса на звук при подкреплении его светом наблюдается депрессия альфа-волн и при действии изолированного звука (рис. 2).

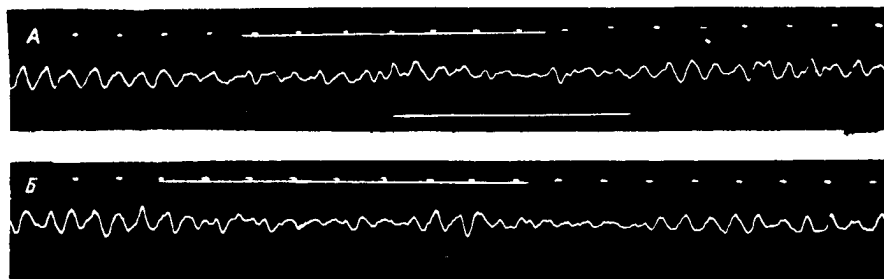


Рис. 2. Потенциалы головного мозга у испытуемой К.

а — влияние звукового и светового раздражителей в бодрствующем состоянии испытуемой после выработки условного рефлекса (здесь и на всех рисунках); б — влияние звука как условного раздражителя после выработки условного рефлекса.

Надо отметить, что выработанный условный рефлекс является нестойким. В случае неподкрепления в течение 2—3 раз легко происходит его

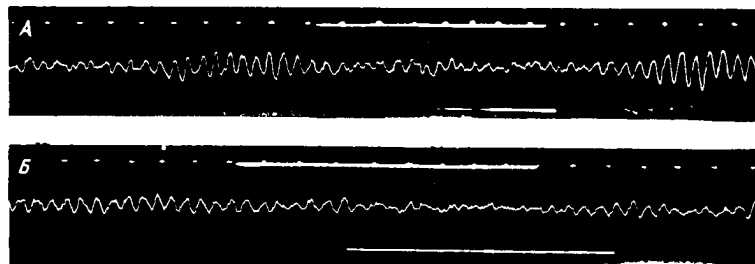


Рис. 3. Потенциалы головного мозга у испытуемого Г.

б — влияние звукового и светового раздражителей при первой фазе гипнотического сна.

угасание. После угасания рефлекс быстро восстанавливается при подкреплении его безусловным раздражителем (светом) один-два раза.

Условный рефлекс вырабатывался в состоянии бодрствования, после чего испытуемые вводились словесным внушением в гипноз. В первой

фазе гипноза при действии условного и безусловного раздражителей наблюдается та же картина в изменениях потенциалов головного мозга, как и при состоянии бодрствования. Звук и свет вызывают уменьшение

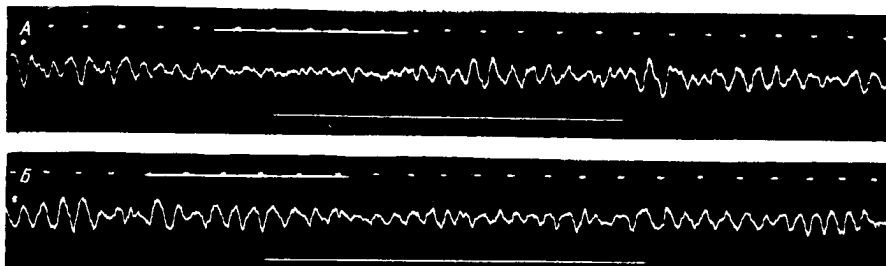


Рис. 4. Потенциалы головного мозга у испытуемой Г.

Б — влияние звукового и светового раздражителей при второй фазе гипнотического сна.

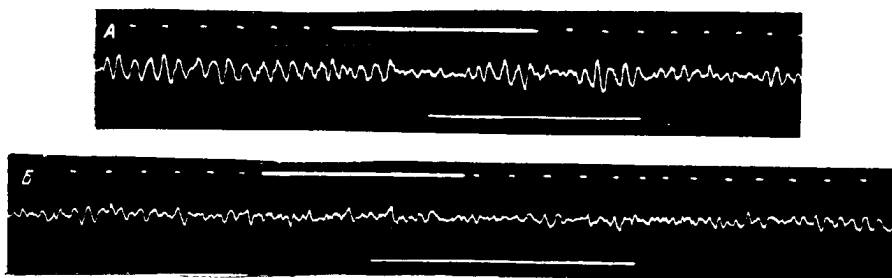


Рис. 5. Потенциалы головного мозга у испытуемой П.

Б — влияние звукового и светового раздражителей при третьей фазе гипноза.

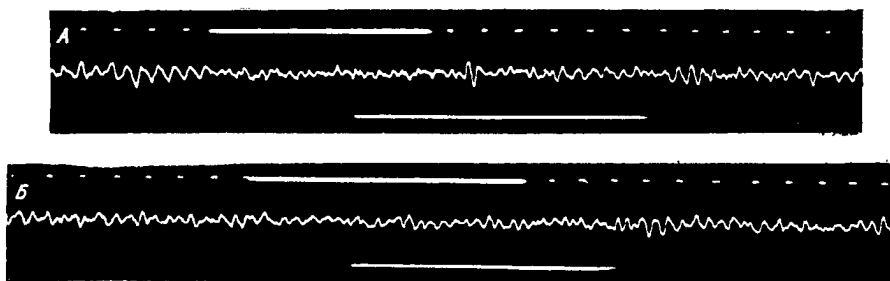


Рис. 6. Потенциалы головного мозга у испытуемой П.

Обозначения те же, что на рис. 5.

амплитуды или депрессию альфа-волн. На рис. 3 можно видеть, что и в том и в другом случае одинаково заметно влияние условного и безусловного раздражителей.

Иная картина наблюдается во второй и третьей фазах гипноза. Из рис. 4 видно, что в состоянии гипноза действие раздражителей проявляется значительно слабее, чем в состоянии бодрствования. Депрессия альфа-

волн наблюдается не во все время действия звука или света. Снижение амплитуды альфа-волн незначительно.

Остановимся на данных, полученных в третьей фазе гипноза. Условный рефлекс на блокаду альфа-ритма, выработанный в состоянии бодрствования, не проявляется на картине электроэнцефалограммы при третьей фазе гипноза (рис. 5).

Однако иногда в третьей фазе гипноза наблюдается некоторое изменение в электроэнцефалограмме при действии условного и безусловного раздражителей (рис. 6). На фоне уже сниженной амплитуды потенциалов соответственно фазе гипноза едва заметно изменение в характере кривой во время действия раздражителей.

Вышеописанные экспериментальные данные показывают, что условный рефлекс на звук и свет может быть выработан в состоянии бодрствования и проявляется на электроэнцефалограмме в виде депрессии или уменьшения амплитуды альфа-волн.

Вывод

Во время гипнотического сна условный рефлекс на блокаду альфа-ритма в первой фазе проявляется так же, как и в состоянии бодрствования, при второй фазе гипноза проявляется слабее и почти не проявляется при третьей (сомнамбулической) фазе гипноза, что объясняется преобладанием тормозного процесса при гипнозе. Чем глубже стадия гипноза, тем меньше влияние условного, а также безусловного раздражителя. В некоторых случаях влияние раздражителей совершенно отсутствует.

ЛИТЕРАТУРА

- Беритов И. и А. Воробьев, Тр. Инст. физиол. им. акад. И. Бериташвили, № 5, Тбилиси, 1943.
 Гершуни Г. В., Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 5, 1955.
 Ливанов М. Н., Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 6, 1944.
 Русинов В. С. Доклад на заседании Общества физиологов, биохимиков и фармакологов 27 II 1951 г. (Рукопись).
 Шпильберг П. И., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXIV, в. 4, 1947.
 Jasper H. and C. Shagass, Journ. Exper. Psychol., v. 28, № 5, 1941.
 Knott J. and C. Henry, Journ. Exper. Psychol., v. 28, № 2, 1941.
 Loomis A. L., E. N. Harvey and G. Hobart, Journ. Exper. Psychol., v. 19, № 6, 1936.
 Motokawa K. and B. Huzimori, Tohoku Journ. Exper. Med., v. 50, 1949.
 Travis L. E. and J. P. Egan, Journ. Exper. Psychol., v. 22, № 6, 1938.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

О СУТОЧНОЙ ДИНАМИКЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ У СОБАК

В. В. САВВАТЕЕВ

(Лаборатория физиологии низших животных. Заведующий — М. Е. Лобашев)

Накопленный в настоящее время обширный экспериментальный материал позволяет установить эволюционно закрепленные видовые признаки проявления суточной периодичности. Во многих случаях обнаружена четкая обусловленность явлений суточного ритма поведения и функций животных факторами окружающей среды — температурой, влажностью, режимом освещения, условиями защитной и пищедобывательной активности животных, и т. п. (Welsh, 1938; Калабухов, 1940; Щербакова, 1949; Allee and Park, 1950; Наумов, 1955).

К. М. Быков (1947) оценивал суточный периодизм животных как явление, в основном регулируемое корой больших полушарий и определяемое массой раздражителей из внешней и внутренней среды организма, действующих как на подкорковые центры, так и на кору больших полушарий.

Регистрация суточных изменений отдельных физиологических функций хотя и отражает динамику процессов возбуждения и торможения в головном мозгу, однако непосредственных сведений об его активности в различные часы суток в настоящее время имеется мало.

Выяснение характера первой деятельности животного в зависимости от суточного цикла времени является важной задачей, так как от ее решения зависит отыскание оптимальных условий работоспособности нервных клеток головного мозга домашних животных и человека. Поэтому изучение этих вопросов приобретает бесспорно определенный как теоретический, так и практический интерес.

При изучении характера роста и развития кур и величины их продуктивности в зависимости от суточного и сезонного режима активности были обнаружены изменения в функциональных проявлениях первой деятельности (Лобашев и Савватеев, 1953; Савватеев, 1953; Лобашев, 1954). Было установлено, что в течение суточного цикла происходят закономерные изменения свойств головного мозга кур: к концу дня в вечернее время у них отмечается снижение условнорефлекторной деятельности (Савватеев, 1953).

При введении дополнительного сна в дневное время удастся устранить явления утомления, повысить двигательную и половую активность кур. При повторном сне кур в дневное время работоспособность головного мозга их повышается; даже в ночные часы (22—23 часа) у них не наблюдается такого снижения условнорефлекторной деятельности, какое отмечается у кур, содержащихся при удлиннном световом дне.

Полученные данные по значению суточного режима для работоспособности нервных клеток, обнаруженные с помощью двигательной пищевой

методики изучения условных рефлексов на курах, важно было проверить по слюнной секреторной методике на собаках.

Интересно было выяснить, как отражается суточная периодика на работе коры больших полушарий головного мозга и в какой степени возникающие в течение дня определенные нагрузки на головной мозг влияют на его работоспособность.

В опыт было взято пять собак, из которых три были одного помета. Эти собаки ранее, в течение ряда лет, использовались в опытах лаборатории экспериментальной генетики высшей нервной деятельности. Наши исследования проводились в зимний период 1956—1957 гг.

Для выяснения суточной периодичности условнорефлекторной деятельности испытания проводились через 7—8-часовые интервалы времени. В сутки проводилось 3—4 опыта: утром в 8—12 часов, вечером в 19—20 часов, ночью в 1—3 часа и утром следующего дня в 8—10 часов. В другие дни поддерживался и проверялся фон условнорефлекторной деятельности. В контрольных испытаниях учитывалось состояние пищевой возбудимости: пища давалась в определенном количестве за 2—3 часа до опыта. Систематически регистрировался вес собаки.

Результаты опытов

Первые же эксперименты показали, что в течение суток происходят закономерные изменения условнорефлекторной деятельности собак. В качестве примера можно привести опыты на собаке Окант. Окант, самец, рождения 12 X 1953, относится, по данным лаборатории экспериментальной генетики высшей нервной деятельности, к сильному, подвижному, уравновешенному типу нервной системы. В конце дня у собаки наблюдалось снижение величины условных рефлексов на 80% по сравнению с утренними часами. К утру следующего дня происходило неполное восстановление их величины. Это, по-видимому, является результатом того, что каждый внеурочный (вне стереотипа) опыт представляет для животного значительную нервную нагрузку. На рис. 1 приводятся результаты этого опыта. Суммарная величина условных и безусловных рефлексов выражена в процентах. За 100% принята величина условных рефлексов в утренние часы.

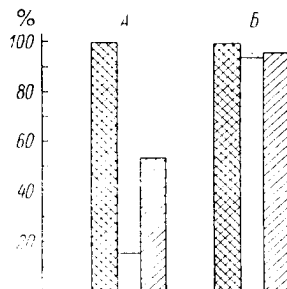


Рис. 1. Изменение условных и безусловных рефлексов в течение суток у собаки Окант.

А — суммарная величина условных и безусловных рефлексов за опыт (в процентах). Столбик, заштрихованный клеточками, — 9 ч. 40 м. утра, светлый — 19 ч. 40 м. этого же дня; заштрихованный — 9 ч. 40 м. следующего дня.

величина безусловных рефлексов остается во все часы суток почти на одном уровне.

Интересные результаты получены на собаке Ор (самец, рождения 2 VI 1952, сангвиник). Для иллюстрации приводим протоколы опытов на этой собаке в утренние, вечерние и ночные часы суток.

Как видно из протокола опытов, в вечернее время (19 час.) происходит растормаживание дифференцировок, развитие последовательного торможения, растормаживание тормозной фазы запаздывающего условного

О суточной динамике условных рефлексов у собак

83

Ор

26—27 III 1957

Время	Интервал между раздражителями (в мин.)	Порядковый номер применения условного раздражителя		Условный раздражитель	Время изолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Период запаздывания условного рефлекса (в сек.)	Величина условного рефлекса (в дел. шк.)	Величина безусловного рефлекса (в дел. шк.)
		с подкреплением	без подкрепления					

Опыт № 539

10 ч. 35 м.	—	430	—	Звонок	20	3	10	215
	5	—	140	M ₆₀	20	—	0	0
	4	431	—	Звонок	20	7	12	223
	5	235	—	Зуммер	180	155	5	230
				за 1-ю мин.	—	—	0	—
				за 2-ю мин.	—	—	0	—
				за 3-ю мин.	—	—	5	—
	9	—	141	M ₆₀	20	—	0	2
	4	432	—	Звонок	20	6	13	235
	5	—	142	M ₆₀	20	8	3	2
	4	236	—	Зуммер	180	118	38	225
				за 1-ю мин.	—	—	0	—
				за 2-ю мин.	—	—	3	—
				за 3-ю мин.	—	—	35	—

Опыт № 540

19 ч. 05 м.	—	433	—	Звонок	20	2	30	260
	5	—	143	M ₆₀	20	8	5	10
	4	434	—	Звонок	20	18	2	268
	5	237	—	Зуммер	180	18	12	213
				за 1-ю мин.	—	—	7	—
				за 2-ю мин.	—	—	2	—
				за 3-ю мин.	—	—	3	—
	9	—	144	M ₆₀	20	18	2	8
	4	435	—	Звонок	20	13	10	245
	5	—	145	M ₆₀	20	8	7	5
	4	238	—	Зуммер	180	35	25	223
				за 1-ю мин.	—	—	10	—
				за 2-ю мин.	—	—	3	—
				за 3-ю мин.	—	—	12	—

Опыт № 541

2 ч. 10 м.	—	436	—	Звонок	20	—	0	198
	5	—	146	M ₆₀	20	—	0	0
	4	437	—	Звонок	20	—	0	205
	5	239	—	Зуммер	180	—	0	208
				за 1-ю мин.	—	—	0	—
				за 2-ю мин.	—	—	0	—
				за 3-ю мин.	—	—	0	—
	9	—	147	M ₆₀	20	—	0	—
	5	438	—	Звонок	20	—	0	210
	5	—	148	M ₆₀	20	—	0	—
	4	240	—	Зуммер	180	75	33	160
				за 1-ю мин.	—	—	0	—
				за 2-ю мин.	—	—	33	—
				за 3-ю мин.	—	—	0	—

Примечание. У собаки Ор в систему совпадающих условных рефлексов был введен запаздывающий условный рефлекс на зуммер.

6*

рефлекса. Это указывает на нарушение процесса концентрации внутреннего торможения в вечернее время, его иррадиацию по коре больших полушарий. В ночное же время (опыт № 541) все положительные условные рефлексы исчезают, а тормозная фаза запаздывающего условного рефлекса растормаживается. При этом следует заметить, что в вечерние и ночные часы величина безусловных рефлексов держится приблизительно на одном уровне по сравнению с утренними часами.

В этом опыте отчетливо обнаружилась иррадиация внутреннего торможения по коре больших полушарий в вечерние и ночные часы суток. В данном случае также наблюдается полное торможение условных реф-

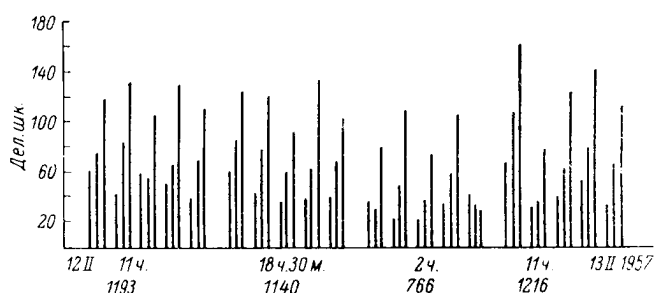


Рис. 2. Изменение следовых и запаздывающих условных рефлексов в течение суток у собаки Онега.

По оси ординат — величина условных рефлексов в дел. шк.; по оси абсцисс — часы суток. Цифрами внизу указана суммарная величина условных рефлексов за опыт. Каждый столбик — величина условного рефлекса за минуту действия условного раздражителя.

лексов, особенно в ночное время, с сохранением величины безусловных рефлексов.

При изучении суточной динамики условных рефлексов надо иметь в виду, что характер суточного периодизма свойств нервной деятельности может определяться типологическими особенностями нервной системы животных.

Если в предыдущем опыте на собаке Ор наблюдалось полное торможение условных рефлексов в ночные часы, то опыты на другой собаке — Онеге дают другие результаты. Онега относится к сильному, неуравновешенному, инертному типу нервной системы (Бархударян, 1956). У Онеги проверялась динамика следовых и запаздывающих условных рефлексов на зуммер. Порядок следования раздражителей в опыте был следующий: вначале проверялись три следовых условных рефлекса с паузами в 170, 150 и 120 сек. после 10-, 30- и 60-секундного изолированного действия зуммера соответственно, затем запаздывающий рефлекс с отставлением в 180 сек. и заканчивалось следовым условным рефлексом с паузой в 170 сек. При испытании этой системы раздражителей в различные часы суток оказалось, что выпадения условных рефлексов в ночные часы (2 часа) не было. Данные опыта приведены на рис. 2. Наблюдалось лишь снижение величины условных рефлексов и нарушение правильности ответа на последний в стереотипе следовой условный рефлекс, имевший паузу в 170 сек. Утром следующего дня величина и правильность условных рефлексов были такими же, как в обычные дни испытаний. Таким образом, у Онеги в ночные часы наблюдалось лишь снижение величины условных рефлексов с нарушением одного из следовых условных рефлексов.

Все предыдущие опыты касались выяснения динамики условных рефлексов в течение суток в условиях обычного содержания собак. Можно было предположить, что работоспособность нервных клеток головного мозга в течение суток зависит от многообразия действующих на головной мозг животных раздражителей.

В качестве экспериментальной проверки этого положения были проведены опыты по следующей схеме: выяснялась динамика суточной периодичности условных рефлексов при обычных условиях, затем проводилась проверка их после нарочито создаваемой в течение дня повышенной двигательной активности. Для этого собак заставляли в течение 3—4 часов пробегать дистанцию в 15—20 км. После длительного пребывания собак в однообразных условиях собачника подобная процедура являлась сильной нагрузкой для двигательного анализатора. В качестве примера опытов подобного рода приводятся данные, полученные в эксперименте на собаке Окат.

Окат, самец, относится к сильному, подвижному, уравновешенному типу нервной системы. Как видно из рис. 3, после усиленной в течение дня двигательной активности динамика условных рефлексов в течение суток значительно изменяется. Наблюдается более глубокое снижение величины условных рефлексов не только в вечерние и ночные часы, но и утром следующего дня. Во время опытов собака выглядит вялой, на условные раздражители не реагирует, впервые обнаруживается резкое уменьшение величины безусловной секреции, а к концу опыта засыпает, повиснув в лямках станка.

Следовательно, после увеличенной двигательной нагрузки в течение дня работоспособность корковых клеток больших полушарий резко снижается, и для предотвращения возникающего утомления развивается охранительное торможение — сон.

Аналогичные данные были получены на другой собаке — Окре, однопометной с Окотом.

Результаты проведенных опытов совпадают с данными, полученными ранее И. С. Александровым (1932) и К. М. Быковым (1935) на собаках при изучении влияния мышечного утомления на кору мозга.

Длительные изменения и расстройства (до 1—5 дней) суточного ритма активности после вызванной усиленной двигательной активности были получены М. Р. Майзелис (1953) в опытах на грызунах.

Таким образом, представленный экспериментальный материал показывает, что у собак существует суточный ритм условных рефлексов, как это обнаружено у кур (Савватеев, 1957), низших обезьян (Ширкова, 1949; Болотина и Попова, 1953) и человека (Славина, 1936).

Следует отметить, что динамика условных рефлексов в течение суток у собак разного типа нервной системы различна. Если у некоторых (Ор — сангвиник) в ночные часы развивалось иррадиированное торможение

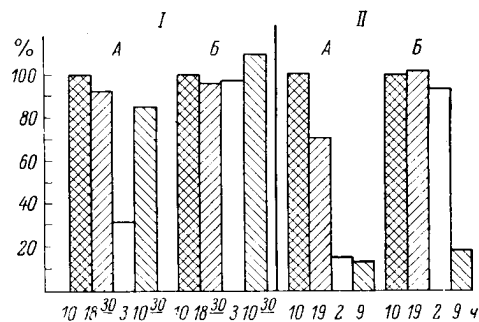


Рис. 3. Динамика условных рефлексов в течение суток при повышении двигательной активности у собаки Окат.

I — величина рефлексов в обычных условиях и II — после двигательной нагрузки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ние, переходящее в сонное торможение, с полным выпадением положительной реакции на условные раздражители, то у других собак (Онега — флегматик) выпадения рефлексов, даже частичного, не наблюдалось. Происходило лишь некоторое уменьшение их величины. При этом в ночные часы наблюдалось нарушение лишь следового условного рефлекса. Эти данные соответствуют замечанию И. П. Павлова, что у малоподвижных, инертных собак сон вызвать значительно труднее, чем у более возбудимых собак.

Изучение суточной периодики в зависимости от типологических особенностей нервной системы животных является в настоящее время совершенно неисследованной областью, и попытки подобного рода представляют большой интерес (Алексеева, Красуский и Мелихова, 1958).

Изменения свойств высшей нервной деятельности в вечерние и ночные часы могут быть полностью объяснены с точки зрения теории сна И. П. Павлова. В ночное время при развитии сонного торможения концентрация внутреннего торможения ослабляется. Доказательством этого является растормаживание дифференцировок и тормозной фазы следового и запаздывающего условных рефлексов. При иррадиации торможения по большим полушариям отмечается развитие последовательного торможения, происходит снижение величины положительных условных рефлексов. В дальнейшем в результате более широкой иррадиации внутреннего торможения по большим полушариям развивается сонное торможение, и условные рефлексы на зрительные и слуховые раздражители полностью исчезают. При этом в наших опытах на всех собаках отмечался следующий факт: на фоне развития сонного торможения падение величины секреции слюны или ее полное отсутствие на условные раздражители сопровождалось высокой величиной безусловнорефлекторного слюноотделения, такой же, как и в часы бодрствования. Лишь в результате более широкой и глубокой иррадиации сонного торможения, например в случае предварительной двигательной нагрузки, происходит снижение величины безусловного слюноотделения.

При сравнении данных, полученных нами ранее на курах (Савватеев, 1957), с результатами опытов на собаках следует отметить общность изменения динамики условных рефлексов в течение суток: снижение их величины в вечерние и особенно ночные часы суток, нарушение концентрации внутреннего торможения, развитие последовательного торможения. Вместе с тем имеется и ряд различий. Эти различия в основном сводятся к тому, что у кур, находящихся в состоянии сна в ночное время (судя по регистрации двигательной активности), легче можно вызвать условнорефлекторную реакцию клевания на условные раздражители, в то время как у собак в эти часы наблюдается значительно большее снижение или полное выпадение условных рефлексов. Увеличение числа положительных и отрицательных условных раздражителей с 4—5 до 20 и проведение опытов регулярно через 4-часовые интервалы времени в течение суток у многих кур не вызвало полного выпадения условных рефлексов в вечерние и ночные часы, в то время как это имело место в опытах на обезьянах (Ширкова, 1949) и в наших опытах на собаках. При этом надо заметить, что у кур условнорефлекторная двигательная реакция сохранялась, но исчезал безусловный пищевой рефлекс, а у собак полное выпадение условных рефлексов в ночные часы сопровождалось сохранением величины безусловнорефлекторного слюноотделения.

При рассмотрении явлений периодичности сна И. П. Павлов, как известно, считал, что в основе происхождения сна лежит двойной меха-

низм: «Сон имеет два способа происхождения: распространение торможения из коры и ограничение раздражений, поступающих в высшие отделы головного мозга как извне, так и изнутри организма» (Павлов, 1932, стр. 226).

Вопрос о степени участия того или другого механизма в явлениях суточного периодизма сна у разных животных является нерешенным. Изучение процессов периодизма сна и бодрствования, утомления и восстановления, предела работоспособности нервной системы у разных видов животных представляет интерес в плане сравнительной физиологии и привлекает внимание ряда физиологов. Из имеющихся у нас данных создается впечатление, что куры являются менее утомляемыми по сравнению с собаками. Требуется дальнейшее сравнительно-физиологическое изучение этих вопросов.

Выводы

1. У собак в течение суток наблюдается изменение величины условных рефлексов — снижение в вечерние (18—19 часов) и наиболее сильное их падение в ночные (23 часа) часы суток.

2. Увеличение двигательной нагрузки в течение дня приводит к большему по сравнению с нормой снижению величины условных рефлексов в вечерние и ночные часы, с более медленным восстановлением их до исходного уровня.

3. Обнаруженные различия в суточном периодизме условнорефлекторной деятельности собак, по-видимому, связаны с различиями типологических особенностей их нервной деятельности.

Выражаю глубокую благодарность заведующему Лабораторией экспериментальной генетики высшей нервной деятельности В. К. Красускому за любезное представление возможности проведения работы на базе лаборатории, а также старшему научному сотруднику С. С. Бархударяну за консультации и советы в проведении опытов.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров И. С., *Арх. биол. наук*, т. XXXII, в. 5—6, 1932.
 Алексеева М. С., В. К. Красуский и Е. Ф. Мелихова, *Журн. выпш. нервн. деят.*, т. VIII, в. 1, 1958.
 Бархударян С. С., *Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР*, т. V, 1956.
 Болотина О. П. и А. Н. Попова, *Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР*, т. II, 1953.
 Быков К. М., *Уч. зап. Гос. пед. инст. им. А. И. Герцена*, т. I, в. 1, 1935.
 Быков К. М. *Кора головного мозга и внутренние органы*. Медгиз, М.—Л., 1947.
 Калабухов Н. И., *Усп. совр. биол.*, т. XII, в. 1, 1940.
 Лобашев М. Е., *Изв. Акад. наук СССР, сер. биол.*, № 2, 1954.
 Лобашев М. Е. и В. Б. Савватеев, *Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР*, т. II, 1953.
 Майзелис М. Р., *сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организма»*, т. II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.
 Наумов Н. П. *Экология животных*. Изд. «Советская наука», М., 1955.
 Павлов И. П. (1932), *Полн. собр. соч.*, т. III, кн. 2, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.
 Савватеев В. Б. *Влияние измененного суточного ритма на проявление полового рефлекса у кур в онтогенезе*. Автореф. дисс. Л., 1953.
 Савватеев В. Б., *Бюлл. exper. биол. и медиц.*, т. XLIV, № 11, 1957.
 Славина Е. Е., *Арх. биол. наук*, т. XLI, в. 2, 1936.
 Ширкова Г. И., *Бюлл. exper. биол. и медиц.*, т. XXVIII, в. 2, 1949.
 Щербакова О. П., *сб. «Опыт изучения периодических изменений физиологических функций в организме»*, Изд. АМН СССР, М., 1949.
 Allee W. C. and O. Park. *Principles of animal ecology*. (Philadelphia—London, 1950.
 Welsh J. H., *Quart. Rev. Biol.*, v. 13, 1938.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ДИФФЕРЕНЦИРОВАНИЕ УСЛОВНЫХ ПРОПРИОЦЕПТИВНЫХ
РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ ПОСЛЕ ДВУСТОРОННЕГО УДАЛЕНИЯ ЛОБНЫХ
ДОЛЕЙ И ДРУГИХ КОРКОВЫХ ЗОН**

И. А. ШУСТИН

(Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Ф. П. Майоров)

При разработке методики исследования двигательного условного рефлекса переноса предметов мы использовали часть тех двигательных актов собаки, которые связаны с жизненно важной пищедобывательной реакцией. Для выработки этого двигательного условного рефлекса мы пользовались разными приемами, в зависимости от особенностей приобретенного индивидуального опыта животных.

В поведении подопытных собак Дунай и Гектор мы наблюдали следующее: когда у собак было повышенное пищевое возбуждение, вследствие длительного голодания (22—24 часа), собаки сами схватывали зубами пустую чашку, из которой они обычно принимали пищу, держали эту чашку в зубах или переносили ее с места на место. По всей вероятности, этот двигательный проприоцептивный акт в данном случае являлся выработанным в условиях индивидуальной жизни двигательным условным рефлексом: захват животным чашки, вероятно, когда-то совпадал с подкреплением безусловным пищевым раздражителем; таким образом, замыкалась временная связь между соответствующими пунктами кинестетического анализатора и корковым представительством пищевого центра.

Благодаря наличию двустороннего проведения возбуждения между пищевым центром и соответствующими пунктами двигательного анализатора у собак в голодном состоянии возникают соответствующие проприоцептивные импульсы, которые способствуют проявлению условного рефлекса — схватыванию чашки зубами и перенесению ее с места на место. В случаях неподкрепления пищей безусловным раздражителем является весь комплекс проприоцептивных раздражений. Таким образом, у Дуная и Гектора было очень легко выработать двигательный условный рефлекс — перенос предметов. Пустую чашку, которую собаки при повышенном пищевом возбуждении обычно сами схватывали зубами и переносили, мы ставили на подставку, сопровождая это словесно-звуковым сигналом «перенеси». Собака схватывала чашку и, держа ее в зубах, шла рядом с экспериментатором до противоположного конца комнаты; здесь, за щитом, после того как чашку забирали, собаке давалось пищевое подкрепление. Это повторялось несколько раз. Затем собака по сигналу «принеси», а в дальнейшем после включения метронома уходила к подставке, на которой стояла чашка, схватывала ее и приносила.

После этого мы перешли к стереотипной форме опыта по методике, которая была уже подробно описана (Шустин, 1949).

Первоначально у собаки Гектор был образован условный рефлекс — перенесение корзинки (вес 811 г), затем мы перешли к первой серии опытов, начавшейся с выработки двигательных условных рефлексов на ассоциированную пару предметных раздражителей, различающихся по весу (корзинки 445 и 811 г). Более тяжелая корзинка служила положительным раздражителем, более легкая — тормозным. В первом опыте сразу обнаружился условный рефлекс на место; так как в 1-м применении положительный раздражитель находился справа на подставке, то в дальнейших 5 применениях собака сразу хватала корзинку, стоявшую справа, хотя во всех случаях это был тормозный раздражитель, не подкреплявшийся пищей. Очень характерно, что в последующих двух сочетаниях 1-го опыта Гектор схватывал зубами одновременно обе корзинки и приносил их. Такая реакция не подкреплялась пищей, но она свидетельствует о сложной аналитико-синтетической деятельности животных во время опыта; в то же время эта реакция одновременного схватывания обеих корзинок является выражением сложной приспособительной деятельности: когда одна форма поведения (рефлекторной деятельности) в экспериментальных условиях делается тормозным условным рефлексом, то животное изменяет свою форму поведения до тех пор, пока она не становится положительным условным рефлексом, основанным на пищевом безусловном рефлексе. Такова физиологическая основа того явления, которое в психологии носит название «проб и ошибок». Это явление глубоко проанализировал и объяснил И. П. Павлов на одной из «сред» (1935).

В начальном периоде выработки условного рефлекса на проприоцептивные раздражения (дифференцирование веса) у Гектора мы встретились еще с одной особенностью. Когда Гектор приносил более легкую корзинку, являющуюся тормозным раздражителем, то на сигнал «плохо» он не выбрасывал ее, как требовалось по условиям опыта и как это делали другие собаки, а настойчиво приносил ее обратно до тех пор, пока ее не забирали у него. Когда экспериментатор не забирал у собаки легкую корзинку, добиваясь выбрасывания ее, Гектор подходил к лаборантке, сидевшей в стороне, ставил корзинку около ее рук и только после этого направлялся к подставке для захватывания и переноса более тяжелой корзинки. Такое поведение Гектора, по всей вероятности, является результатом того, что в индивидуальном жизненном опыте у него был выработан условный рефлекс не на выбрасывание предметов, а на передачу их в руки человеку. Уже в 4-м опыте были отдельные случаи правильного дифференцирования, а в опыте № 9 из 12 сочетаний 9 были с правильным дифференцированием. В дальнейших опытах количество неправильных дифференцирований резко уменьшилось, и во многих опытах не было ни одного случая неправильного дифференцирования.

Рассматривая продолжительность выполнения отдельных компонентов условного рефлекса, связанного с дифференцированием веса предметов собакой Гектор, мы видим, что наибольшее время уходит на процесс непосредственного дифференцирования. Продолжительность обратного пробега от подставки к исходному положению почти в два раза превышает продолжительность пробега от исходного положения до подставки (табл. 1); это также подтверждает то, что процесс дифференцирования продолжается и при обратном пробеге с отдифференцированным предметом. Анализ данных, полученных на 7 собаках, показывает, что скорость образования проприоцептивного условного рефлекса, связанного с дифференцированием веса предметов, зависит от индивидуальных особенностей животных и

ТАБЛИЦА 1

Дифференцирование веса предметов

Собака Гектор

Опыт № 28

20 XI 1953

№ сочетания	Взаимное расположение предметов раздражителей	Продолжительность (в сек.)				Поведение собаки при дифференцировании
		пробега к подставке	дифференцирования	обратного пробега	всего	
436	П—О	1.5	1.5	3	6	Быстро убегает, сразу хватает П и приносит.
437	О—П	1	5	3	9	Сразу хватает О, но на полпути выбрасывает, хватает П и приносит.
438	П О	2	7	2	11	Сразу хватает П, но на полпути выбрасывает, хватает О, но, сделав поворот, выбрасывает, хватает П и приносит.
439	О П	1.5	4	2.5	8	Сразу хватает О и тут же на подставке выбрасывает, затем хватает П и приносит.
440	П / О	1.5	0.5	4	6	Сразу хватает О и тут же быстро ставит, хватает П и приносит.
441	О / П	—	—	—	—	Сразу хватает П и после поворота выбрасывает, хватает О и тут же ставит, хватает П и приносит.
442	П \ О	2	1	2	5	Сразу хватает П и быстро приносит.
443	О \ П	2	8	4	9	Сразу хватает О, делает поворот и ставит рядом с подставкой, хватает П и приносит.
444	П—О	2	3	4	14	Сразу хватает О и приносит. На сигнал «плохо» уносит и выбрасывает, хватает П и приносит.
445	О—П	1.5	6.5	4	12	Сразу хватает О, сделав поворот выбрасывает, хватает П, роняет, снова хватает П и приносит.
446	П О	2	7	4	13	Сразу хватает П, сделав поворот ставит, хватает О и резко бросает в сторону, хватает П, роняет, но тут же схватывает еще раз и приносит.
447	О П	1	2	3	6	Сразу приподнимает слегка О и быстро ставит, хватает П и приносит.
Среднее . .		1.64	4.13	3.23	9	

Обозначения: П — положительный раздражитель, более тяжелый предмет, 445 г; О — отрицательный раздражитель, более легкий предмет, 197 г.

Главным образом от соотношения веса положительного и тормозного предметного раздражителя. Мы начинали выработку условного рефлекса с соотношения 1:2, являющегося трудным для дифференцирования в период, когда условный рефлекс еще не выработан. Для ускорения выработки условного рефлекса, связанного с дифференцированием веса, необходимо увеличить разницу в весе между положительным и тормозным раздражителями, доведя ее до соотношения 1:3 или даже 1:4, затем, по мере образования условного рефлекса постепенно уменьшать эту разницу.

Выработанный проприоцептивный условный рефлекс является чрезвычайно прочным. У интактной собаки Дунай этот рефлекс полностью сохранился после 14-месячного перерыва в работе (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Дифференцирование веса предметов

Собака Дунай
до операции)

Опыт № 418

19 I 1948

№ сочетания	Взаимное расположение предметных раздражителей	Продолжительность (в сек.)				Поведение собаки при дифференцировании
		пробега к подставке	дифференцирования	обратного пробега	всего	
227	П О	3	7	5	15	Сразу хватает О, но в 3 шагах выбрасывает, хватает П и приносит.
228	О П	2.5	1.5	5	9	Сразу хватает П и приносит.
229	О П — О	2	5	3	10	Хватает О и выбрасывает, затем схватывает П и приносит.
230	П — П О — О	4	9	8	21	Сразу хватает О и выбрасывает, затем хватает П, по нескольку раз роняет, снова хватает и приносит.
231	П — О О — О	3	9	6	18	Сразу хватает О, но на полпути выбрасывает, хватает П и приносит.
232	О — П П — П	2.5	0.5	4	7	Сразу хватает П и быстро приносит.
233	П — О О — О	3	9	4	16	Сразу хватает О, но в 2 шагах выбрасывает, хватает П и приносит.
234	О — П П — О	4	1	4	9	Сразу хватает П и приносит.
235	П — О П — П	4	1	3	8	То же самое.
236	О — П О — О	2	11	5	18	Сразу хватает О, но на полпути выбрасывает, хватает П и приносит.
Среднее . .		3.0	5.4	4.7	13.1	

Обозначения: П — положительный раздражитель, более тяжелый предмет 445 г.; О — отрицательный раздражитель, более легкий предмет, 202 г.

После двустороннего удаления лобных долей проприоцептивный условный рефлекс (дифференцирование веса) выпадает и не восстанавливается в течение 11.5 мес.

У подопытной собаки Дунай после операции двустороннего удаления лобных долей (рис. 1) первый опыт был поставлен спустя 5 дней. Оказалось, что рефлекс схватывания и переноса предметов полностью затормозился. На сигнал «принеси» + включение метронома собака долго смотрит в сторону экспериментатора и не направляется к подставке. Та было в течение всего опыта. Когда экспериментатор подводил собаку

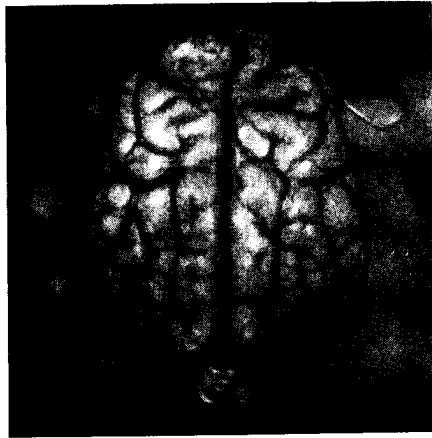


Рис. 1. Мозг собаки Дунай.

к подставке с предметными раздражителями и здесь давал собаке соответствующие сигналы на захват чашки или корзинки, собака не делала никаких попыток схватить предмет, а вместо этого многократно совала морду в пустую чашку, иногда обнюхивала ее, но не схватывала. Уходила от подставки. Так продолжалось в течение 27 дней. Затем двигательный условный рефлекс на перенос предметов постепенно восстанавливался. Дунай в ответ на сигнал сам убегал к подставке, схватывал корзинку и приносил ее.

После восстановления условного рефлекса — захвата и переноса предметов — можно было перейти к серии опытов по дифференцированию веса предметов.

Очевидно, после операции собака становится неспособной дифференцировать предметные раздражители, различающиеся по весу. Вместо правильного дифференцирования у собак возникает двигательный автоматизм, проявляющийся в очень характерной форме. Захватив более легкую корзинку (тормозный раздражитель), собака передвигается с ней многократно до тех пор, пока не роняет ее на пол, затем начинает бегать вперед и назад без предмета и, в большинстве случаев, сама без многократного повторения сигналов не направляется за более тяжелым предметом. Таким образом, у собаки нарушается последовательность выполнения ряда действий, направленная на осуществление единого целостного условного рефлекса. Аналогичные результаты были получены на собаке Волк (рис. 2) и других собаках.

Как можно объяснить механизм выпадения сложного комплексного рефлекса, связанного с дифференцированием веса предметов? Здесь можно представить себе два механизма, которые, по-видимому, действуют одновременно. Во-первых, с повреждением при операции мозгового конца кинестетического анализатора нарушается комплекс проприоцептивных раздражений, связанных с дифференцированием веса предметов. Но после удаления лобных долей значительная часть корковой двигательной области остается интактной (задний отдел сигмовидной извилины остается целым). Поэтому нам представлялось мало вероятным, чтобы анализируемая функция кинестетического анализатора выпала полностью только по этой причине и не восстановилась бы в течение длительного периода (до 11.5 мес.). Кроме того, следует учесть, что более простые двигательные

ые условные рефлексы, связанные с активированием проприоцептивных импульсов (например, условные рефлексы на раздражители: «дай лапу», «служи», «на стол» и др.), сохранились после удаления лобных долей. Во-вторых, сложный условный рефлекс, связанный с дифференцированием веса предметов, представляет собой комплекс определенных действий, совершаемых интактным животным в определенной последовательности: собака занимает за щитом экспериментатора исходное положение; на звуковой сигнал она убегает к подставке, на которой стоят одновременно два предметных раздражителя; путем поочередного захватывания предметов в рот собака «взвешивает» оба предмета и приносит экспериментатору более тяжелый из них, являющийся положительным условным раздражителем; тогда собака получает пищевое подкрепление. В случае неправильной доставки более легкого предмета собака должна совершить еще ряд дополнительных действий: на словесно-звуковой сигнал «плохо» — выбросить захваченный предмет, снова возвратиться к подставке, схватить более тяжелый предмет, вернуться к щиту экспериментатора, доставив туда предмет, и после съедания очередной порции пищи снова занять исходное положение.



Рис. 2. Мозг собаки Волк.

Этот сложный комплекс последовательных действий, объединенных единой условнорефлекторной деятельностью, связанной с дифференцированием проприоцептивных импульсов, требует тончайшего высшего анализа и синтеза. По-видимому, при ослаблении корковой функции, вызванном удалением лобных долей, такой анализ и синтез становится невозможным, недоступным для животного без лобных долей больших полушарий головного мозга. Следует отметить, что другие сложные двигательные условные рефлексы, требующие тончайшего высшего анализа и синтеза, последовательности выполнения отдельных компонентов сложного комплексного условного рефлекса, также выпали после удаления лобных долей и не восстановились на протяжении длительного послеоперационного периода жизни животных. Сюда можно отнести такую форму условнорефлекторной деятельности, как дифференцирование двух разных предметов по двум различным звуковым раздражителям.

Из табл. 3 видно, что последовательность действий, необходимая для осуществления сложного двигательного условного рефлекса, резко нарушается у собаки после удаления лобных долей. Действия животного явно подчинены двигательному автоматизму, что и заставляет собаку совершать многократные стереотипные передвижения, которые не подкрепляются безусловным пищевым рефлексом. Процесс дифференцирования по существу отсутствует. Ослабление нервных процессов возбуждения и торможения и инертность возбудительного процесса приводят к стереотипии двигательных актов, доминирующей во всей высшей нервной деятельности и вытесняющей нормальную аналитико-синтетическую деятель-

ТАБЛИЦА 3

Дифференцирование веса предмета

Собака Дунай
(после операции)

Опыт № 466/46

11 III 1949

№ сочетания	Взаимное расположение предметных раздражителей	Продолжительность (в сек.)				Поведение собаки при дифференцировании
		пробега к подставке	дифференцирования	обратного пробега	всего	
193	П—О	3	1	82	86	На сигнал направляется не к подставке, а в обратную сторону. На повторный сигнал убегает, быстро схватывает О и приносит. На сигнал «плохо» уходит с ним обратно и снова возвращается. Так повторяется 4 раза, затем в двух шагах от экспериментатора роняет, снова хватается О и приносит. «Плохо». Уходит и снова приходит. Так повторяется несколько раз. Не подкреплено.
194	П—О	2	66	5	73	На сигнал сразу направляется в обратную сторону, затем быстро убегает, хватается О и приносит. На сигнал «плохо» уходит с ним обратно и снова возвращается с О. Так повторяется 4 раза, затем в двух шагах от экспериментатора роняет. На сигнал «принеси» направляется к О и обратно. Так повторяется 7 раз. Экспериментатор подходит к подставке и указывает собаке на П, тогда собака хватается П и приносит.
195	П О	5	127	6	138	На повторный сигнал «принеси» убегает быстро, хватается О и приносит. «Плохо». Уходит с ним обратно и снова возвращается. Снова сигнал «плохо». Собака опять уходит с О и возвращается с ним обратно. Так повторяется 5 раз, пока не роняет О и подбегает к экспериментатору. На сигнал «принеси» убегает, снова хватается О и приносит. «Плохо». Уходит с ним возвращается. Так повторяется 7 раз, пока экспериментатор сам не помогает собаке, только тогда собака хватается П и приносит.
196	О П	3	1	11	15	На сигнал уходит в обратную сторону. Сигнал «принеси» повторяется, убегает, схватывает П и приносит.

Обозначения: П — положительный раздражитель — более тяжелый предмет; О — отрицательный раздражитель — более легкий предмет.

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

№ сочетаний	Взаимное расположение предметных раздражителей	Продолжительность (в сек.)				Поведение собаки при дифференцировании
		пробега к подставке	дифференцирования	обратного пробега	всего	
197	П—О	4	2	23	29	На сигнал сразу уходит в обратную сторону, затем убегает к подставке, хватает П, но не доходя 1 м до экспериментатора возвращается обратно. Так повторяется 2 раза, затем приносит.
198	О—П	20	126	6	152	На сигнал уходит не к подставке, а в обратную сторону. После 3-кратного повторения «принеси» уходит, хватает О и приносит. На сигнал «плохо» возвращается с ним обратно, но на полпути роняет, возвращается обратно. На «принеси» уходит и возвращается обратно без предмета. Так повторяется 6 раз. Когда экспериментатор помогает, схватывает П и приносит.

ность. Ряд сложных условных рефлексов выпадает, уступая место проявлению безусловнорефлекторной деятельности. Этим можно также объяснить отсутствие у собаки дифференцирования, анализа веса пред-



Рис. 3. Мозг собаки Нират.



Рис. 4. Мозг собаки Джек.

метов. Вместо дифференцирования собака стереотипно схватывает предмет, стоящий справа. Это грубая инертная стереотипная двигательная реакция особенно отчетливо выявляется в тех случаях, когда взаимное расположение предметных раздражителей в опыте остается постоянным.

Продолжительность отдельных компонентов сложного двигательного условного рефлекса (как видно из табл. 3) увеличилась во много раз по сравнению с продолжительностью тех же компонентов в дооперационный период. Особенно резко возросла продолжительность так называемого дифференцирования и обратного пробега с предметом. Благодаря особенностям высшей нервной деятельности у оперированных животных продолжительность дифференцирования и обратного пробега с предметом колеблется в чрезвычайно больших пределах, от 1 до 127 сек. Аналогичные результаты были получены во многих других опытах. Полного восстановления этой функции дифференцирования веса предметов не наступило в течение всего послеоперационного периода.

Удаление других корковых зон в области теменной и затылочной долей, а также и заднего отдела сигмовидной извилины не оказывало существенного влияния на протекание изучаемой проприоцептивной условно-рефлекторной деятельности, связанной с дифференцированием веса.

На рис. 3 представлен мозг собаки Пират, у которой с обеих сторон была удалена кора затылочной области и частично удален лобный полюс. Несмотря на массивное повреждение мозга, дифференцирование веса у этой собаки восстановилось.

У собаки Джек (рис. 4) после массивного двустороннего повреждения теменных областей дифференцирование веса также восстановилось.

Наши исследования показали также, что у собаки после двустороннего повреждения лобного полюса (поле 8) проприоцептивный условный рефлекс — дифференцирование веса — сохраняется (Шустин, 1956, 1958; Шустин и Гилинский, 1956).

Выводы

1. После двустороннего удаления лобных долей (прогеа и передний отдел сигмовидной извилины) больших полушарий головного мозга собак наблюдается длительный период полного торможения двигательного условного рефлекса — переноса предметов. В течение 1—3 мес. после операции этот двигательный рефлекс постепенно восстанавливается.

2. Проприоцептивный условный рефлекс — дифференцирование веса предмета — исчезает, не восстанавливается и не вырабатывается вновь в течение всего послеоперационного периода исследования животных (до 11 $\frac{1}{2}$ мес.).

3. После одностороннего и двустороннего удаления заднего отдела сигмовидной извилины проприоцептивный условный рефлекс — дифференцирование веса — восстанавливается полностью уже на 3—12-й день после операции.

4. Двустороннее повреждение лобного полюса (поле 8), а также удаление других корковых зон в области теменных и затылочных долей на дифференцирование веса предметов существенно не влияет.

ЛИТЕРАТУРА

- Павлов И. П. (1935), Павловские среды, т. II и III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.
 Шустин Н. А., Тр. Физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. XVI, 1949.
 Шустин Н. А. Нарушения нервной деятельности после удаления лобных долей больших полушарий у собак. Автореф. дисс. II., 1956.
 Шустин Н. А., Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 2, 1958.
 Шустин Н. А. и Е. Я. Гилинский, Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. V, 1956.

В О П Р О С Ы
СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ
ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИНАМИКИ
УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
НЕКОТОРЫХ КЛАССОВ ПОЗВОНОЧНЫХ**

*А. В. БАРУ, О. П. БОЛОТИНА, Н. А. КРАСУСКАЯ,
Е. В. ЛУКИНА, Б. В. ПАВЛОВ, Н. В. ПРАЗДНИКОВА,
В. И. САФЬЯНЦ и Д. А. ЧЕБЫКИН*

(Лаборатория сравнительной физиологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Б. В. Павлов)

Задачей настоящего исследования являлось изучение роли условного и безусловного раздражителей в динамике пищевой условнорефлекторной деятельности представителей различных классов позвоночных — рыб, птиц и млекопитающих при многократном применении в опыте условного раздражителя. Одновременно ставилась задача выяснить, в какой мере максимальное количество условных рефлексов, осуществляемое животным в течение одного опыта, характеризует функциональное состояние высших отделов центральной нервной системы у представителей каждого из изучаемых классов животных.

Использованный нами прием многократного повторения в опыте одного условного раздражителя применялся ранее многими авторами в опытах на собаках для изучения угашения с подкреплением, «истощения и восстановления», предела работоспособности больших полушарий и других вопросов высшей нервной деятельности (Болдырев, 1907; Фольборт, 1908; Хазен, 1908; Журавлев, 1928; Строганов, 1929; Розенталь, 1932; Соловейчик, 1940; Анохин, 1940; Федоров, 1944; Крамова, 1946, 1952, 1957; Фуголь, 1946, 1952, 1955; Кряжев, 1955, и др.).

Методика

Опыты проводились на золотых карасях, канарейках, голубях, кроликах, собаках и низших обезьянах (павианах гамадрилах) по методике двигательных пищевых условных рефлексов, разработанной в лаборатории в 1951—1952 гг. Л. Г. Ворониным с сотрудниками (1957). Особенностью этой методики является предварительная выработка локального двигательного пищевого рефлекса применительно к каждому виду животных. Так, у рыб вырабатывался рефлекс захвата рта бусинки, у кроликов — дергания зубами за кольцо, у собак — нажима лапой на педаль, у обезьян — потягивания передней конечностью за рычаг или кольцо. У канареек и голубей вырабатывался общедвигательный условный рефлекс: у канареек — прилета на жердочку, расположенную у кормушки, у голубей — прихода на площадку у кормушки. У некоторых собак параллельно с двигательными регистрировались слюнные условные рефлексы. В опытах многократно применялся один из следующих условных раздражителей: тон звукового генератора разной частоты и интенсивности, звонок, белый или цветной свет, бульканье. В некоторых специальных опытах одновременно или последовательно применялось несколько положительных раздражителей. Опыт прекращался после того, как животное переставало отвечать двигательной реакцией на условный раздражитель

4—10 раз подряд. Пищевое подкрепление у одних животных подавалось на 2-й, а у других — на 10-й секунде действия условного раздражителя. Безусловным подкреплением для рыб служил мотыль, для птиц — канареечное или салатное семя, для кроликов — листья одуванчика, овес, морковь или брюква; для собак — мясо-сухарный порошок или вареное мясо, для обезьян — кедровые орехи, конфеты, яблоки или апельсины. Интервалы между применением условного раздражителя варьировали в разных опытах от 30 сек. до 3.5 мин. Эксперименты на рыбах, птицах и обезьянах проводились в помещениях, в которых они обычно содержались. Опыты на кроликах ставились в камере; подача условных сигналов и пищевого подкрепления в камеру осуществлялась с помощью автомата. Опыты на собаках проводились в условиях их свободного передвижения (в манеже), в условиях некоторого ограничения передвижения (в комнате) и в условиях значительного ограничения движений (в звуконепроницаемой камере).

Результаты опытов

Динамика условнорефлекторной деятельности животного в условиях, когда ему представлялась неограниченная возможность отвечать двигательными пищевыми реакциями на многократно применяемый в опыте условный раздражитель, характеризовалась следующими особенностями.

При образовании и упрочении условного рефлекса у представителей всех классов позвоночных в течение некоторого периода времени (от нескольких дней до нескольких недель) часто наблюдалось постепенное увеличение количества условных рефлексов в опыте — явление, напоминающее процесс тренировки.

В дальнейшем при сохранении тех же условий опыта (короткое отставление условного раздражителя, и т. д.) количество условных рефлексов устанавливалось у каждого животного на достаточно высоком уровне, однако продолжало более или менее значительно колебаться от опыта к опыту. На этом уровне количество условных рефлексов в опыте удерживалось в течение многих месяцев, не проявляя, как правило, тенденции к хроническому угашению с подкреплением, за исключением некоторых собак, у которых вследствие постепенного развития торможения в коре больших полушарий количество условных рефлексов в опыте устанавливалось на более низком уровне, чем в начале работы с ними.

В проведенных исследованиях установлено, что все виды подопытных животных способны в течение нескольких часов подряд (в отдельных случаях — 6—12 часов) отвечать условными рефлексами на многократно применяемый раздражитель, при этом количество пищевых условных рефлексов, осуществляемых животным в одном опыте, может достигать огромных величин.

Так, например, у золотых рыбок в летний период оно может достигать 190, а в отдельных случаях — 300; у канареек в период выкармливания потомства — 193; у кроликов — 156; у собак при подкреплении мясом — 134; у павианов гамадрилов — 287, а при подкреплении апельсинами — 479.

Однако нет оснований и эти величины считать предельными. Об этом свидетельствуют, в частности, результаты опытов с кофеином. Применение кофеина в дозах 10—16 мг/кг вызывало у кроликов повышение количества условных рефлексов на 100 и более процентов.

Среднее количество условных рефлексов в опыте у разных особей одного и того же вида животных может существенно отличаться. Как видно из рис. 1, у отдельных особей золотых рыбок оно варьировало от 32 до 88, канареек — от 11 до 41, кроликов — от 13 до 60, собак — от 25 до 97, павианов гамадрилов — от 50 до 125.

Необходимо отметить, что систематическое применение такого большого количества условных раздражителей в опыте (ниже ранее не при-

менявшееся) не только не вызывало перенапряжения раздражительного процесса и нарушений высшей нервной деятельности, а, наоборот, создавало более ровный и устойчивый фон условнорефлекторной деятельности.

Естественно, возникает вопрос, от каких биологических факторов и условий проведения экспериментов зависит длительность пищевой условнорефлекторной деятельности животных во время опыта? Для решения этого вопроса важно было выяснить причины, вызывающие увеличение и уменьшение количества рефлексов в опытах, а также причины, определяющие прекращение условных рефлексов у животных в каждом опыте. С этой целью были приняты исследования, в которых выяснялось значение для условнорефлекторной деятельности животных некоторых условий проведения опыта, изменений пищевой возбудимости, величины и качества пищевого подкрепления, а также различных фаз полового цикла и сезонов года.

Экспериментами, проведенными на канарейках, было показано, что количество условных рефлексов в опыте в различные фазы репродуктивного цикла существенно изменяется. При переходе от полового покоя к гнездостроительной деятельности и откладке яиц количество условных рефлексов несколько возрастало, а с переходом к насиживанию яиц, напротив, резко падало, доходя иногда до двух условных рефлексов за опыт. Наибольшее количество условных рефлексов в опыте как у самцов, так и у самок наблюдалось в период выкармливания потомства. С переходом птенцов на самостоятельное питание количество условных рефлексов снова резко снижалось.

Эксперименты, проведенные на золотых карасях в разные сезоны года, показали, что наибольшее количество условных рефлексов в опыте у рыб наблюдается в весенне-летний период, а наименьшее — в осенне-зимний (рис. 2).

Контрольные опыты по изучению количества поедаемой рыбами пищи за сутки в разные периоды года выявили сходство сезонной динамики их пищевой возбудимости и условнорефлекторной деятельности; в период снижения поедаемости рыбами пищи (осенне-зимний период) наблюдалось значительное снижение количества условных рефлексов в опыте, а в период повышения поедаемости корма (весенне-летний период) — значительное возрастание количества условных рефлексов в опыте.

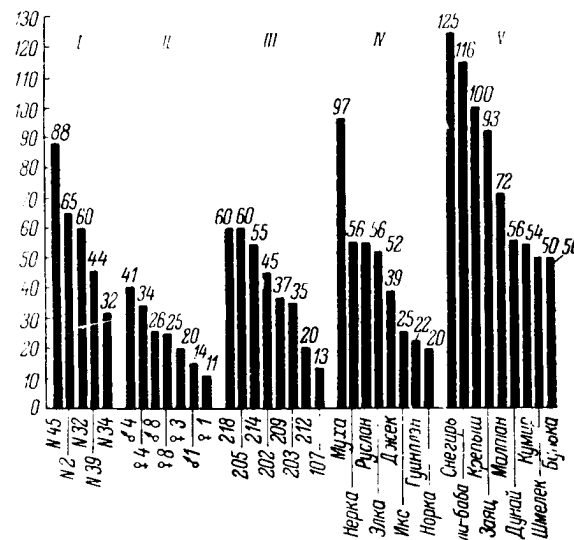


Рис. 1. Среднее количество условных рефлексов в опыте у представителей различных видов позвоночных при многократном применении короткоотставленного условного раздражителя.

По оси ординат — количество условных рефлексов в опыте; по оси абсцисс — номера и клички животных. I — золотые рыбки, II — канарейки, III — кролики, IV — собаки, V — обезьяны.

Таким образом, результаты этих серий опытов, проведенных на рыбах и птицах, с несомненностью показывают, что сезонные изменения внешней среды и периодическая половая цикличность, изменяя физиологическое состояние организма и в том числе центральной нервной системы, оказывают существенное влияние на количество пищевых условных рефлексов, осуществляемых животными в опыте.

Количество двигательных пищевых условных рефлексов в опытах, в которых животному еда подается многократно, естественно, не может

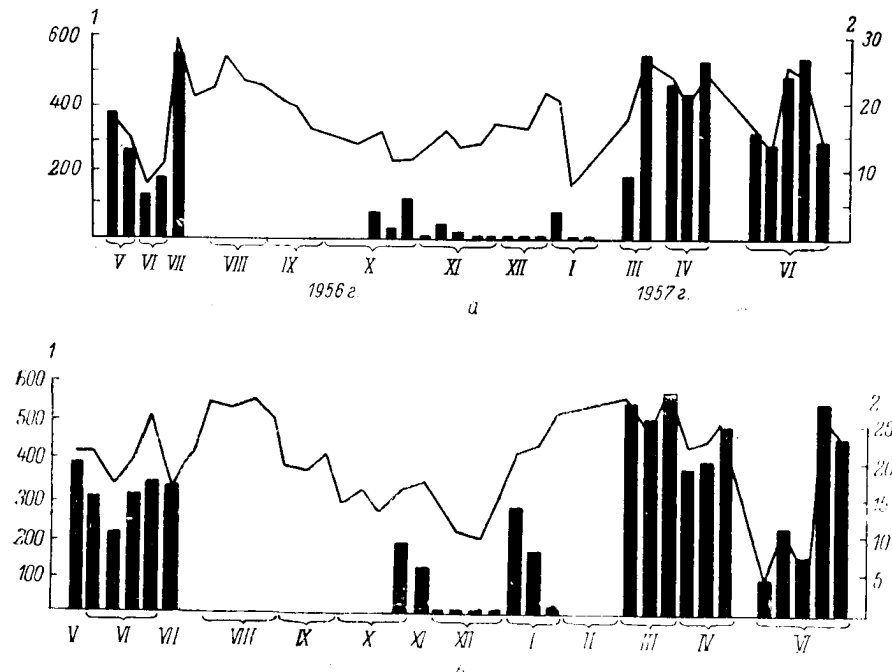


Рис. 2. Динамика условнорефлекторной деятельности у золотых рыбок № 34 (а) и № 39 (б) в разные сезоны года.

По оси абсцисс — даты опытов; по оси ординат — количество ответов (1) и вес корма (2) в г. Столбики — количество условных рефлексов за 5 опытов; кривая над столбиками — максимальное количество съедаемого корма за те же 5 опытов. (В период с 1 VIII по 15 X 1956 г. проводились лишь контрольные опыты на поедаемость корма).

не зависеть от состояния его пищевой возбудимости, от величины и качества пищевого подкрепления. Для экспериментального выяснения этого вопроса в нескольких сериях исследований детально изучалась роль пищевого фактора в условнорефлекторной деятельности животных.

В серии опытов, проведенных на птицах, кроликах и обезьянах, выяснялось влияние повышенной и пониженной пищевой возбудимости на количество условных рефлексов в опыте.

Повышение пищевой возбудимости путем лишения на некоторое время подопытных животных пищи, как и следовало ожидать, вызывало у них более или менее значительное увеличение количества условных рефлексов. Однако длительность времени голодания, после которого начиналось резкое увеличение количества условных рефлексов, у разных видов животных была различной. Лишение канареек пищи на 2—3 часа вызывало уже значительное увеличение количества условных рефлексов.

У обезьян заметное увеличение количества условных рефлексов наступало после суточного голодания. У кроликов количество условных рефлексов увеличивалось после 24-часового голодания, но наибольшее их количество наблюдалось на 4—5-й день голодания.

Понижение пищевой возбудимости путем предварительного кормления непосредственно перед опытом или за 15—30 мин. до него у всех подопытных животных вызывало значительное уменьшение количества условных рефлексов или даже полное их отсутствие.

В другой серии опытов, проведенной на кроликах, собаках и обезьянах, выяснялась зависимость количества условных рефлексов в опыте от качества пищевого подкрепления. Для решения этого вопроса корм, служивший безусловным подкреплением, периодически заменялся другим.

Замена мясо-сухарного порошка вареным мясом вызывала у собак резкое увеличение количества условных рефлексов. То же самое наблюдалось у обезьян при замене яблок апельсинами и у кроликов — при замене моркови или брюквы листьями одуванчика. Обратный переход от подкрепления вареным мясом к подкреплению мясо-сухарным порошком вызывал у собак резкое падение количества условных рефлексов (иногда в 9—10 раз). Таким образом, качество применяемого пищевого подкрепления существенно отражалось на количестве условных рефлексов, осуществляемых животным в течение опыта.

В третьей серии опытов выяснилась зависимость количества условных рефлексов от величины пищевого подкрепления. Для каждого вида животных была взята следующая наименьшая порция пищевого подкрепления: для золотых рыбок — 40 мг мотыля, для канареек — 15 мг канареечного семени, для кроликов — 3.5 г листьев одуванчика, для собак — 15 г влажного мясо-сухарного порошка или 10 г вареного мяса, для павианов — 3 г свежих яблок, конфета-горошек весом 1—1.5 г, 1 или 2 кедровых орешка. После установления у животных относительно ровного фона условнорефлекторной деятельности при указанных выше величинах подкрепления порции пищевого подкрепления в разных опытах увеличивались в 2, 3, 4, 5, 7 и 10 раз.

Результаты этих опытов представлены на рис. 3, из которого видно, что у золотых карасей и канареек увеличение порций пищевого подкрепления вызывало почти пропорциональное уменьшение количества условных рефлексов в опыте. Следовательно, подопытные рыбы и птицы съедали во время опыта как при малых, так и при больших порциях подкрепления одинаковое количество корма. Это дает основание заключить, что прекращение двигательных условных рефлексов у этих животных при коротком отставлении условного раздражителя обуславливается достижением насыщения.

Интересно отметить, что золотые караси (рыбы, не имеющие желудка) в связи с особенностями их питания и пищеварения в течение опыта съедают почти весь свой дневной пищевой рацион, и после опыта, как правило, больше не едят. Канарейки же, обычно питающиеся с перерывами в течение всего дня, съедают во время опыта лишь незначительную часть своего дневного пищевого рациона и поэтому вскоре после прекращения опыта снова начинают отвечать на условные раздражители положительными реакциями.

Однако после перерывов в опытах в 15 и 30 мин. количество условных рефлексов у них еще очень мало, лишь после 1—2-часового перерыва оно достигает исходной нормы. Если сложить количество условных реф-

лексов в опытах, проводимых с 15- или 30-минутными перерывами, то окажется, что за 2 часа 30 мин. общее их количество будет равно количеству условных рефлексов в обычном опыте, который ставился на фоне двухчасового голодания и продолжался 30 мин.

Более сложные отношения между увеличением порций пищевого подкрепления и количеством двигательных рефлексов выявились у млекопитающих.

Увеличение порции пищевого подкрепления в 2 раза у некоторых собак и обезьян вызывало снижение количества условных рефлексов в два раза, у других — сравнительно небольшое их снижение, а у одной

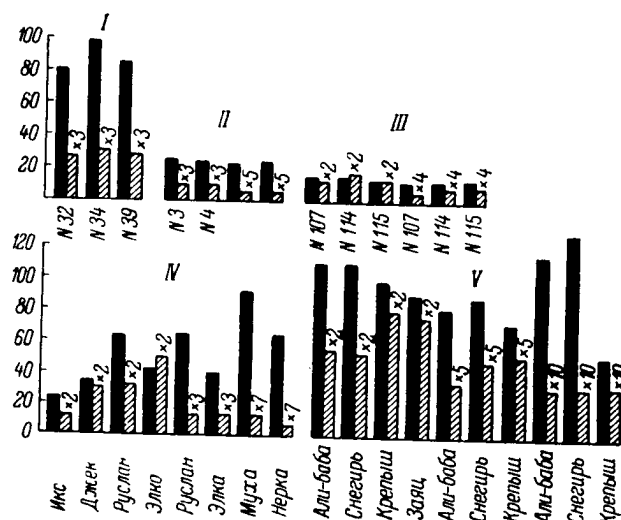


Рис. 3. Изменение количества условных рефлексов в опыте в зависимости от величины безусловного подкрепления.

Черные столбики — количество условных рефлексов при наименьшей порции пищевого подкрепления; заштрихованные — то же при увеличении порции пищевого подкрепления. Цифры над заштрихованными столбиками указывают, во сколько раз увеличена порция пищевого подкрепления. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

собаки — даже некоторое увеличение числа рефлексов. При большем увеличении порций подкрепления (в 3—10 раз) количество условных рефлексов у собак резко снижалось, тогда как у обезьян снижение числа ответов было менее значительным. Так, у собак при увеличении порции в 7 раз количество условных рефлексов снижалось в 9—10 раз, а у обезьян при увеличении порции в 5 раз число ответов снижалось в $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$ раза, и при увеличении порции в 10 раз — лишь в $1\frac{1}{2}$ —4 раза. У кроликов при увеличении порции пищевого подкрепления в 2 раза количество условных рефлексов почти не изменялось, а количество съедаемого в виде подкрепления корма увеличивалось вдвое; увеличение порции в 4 раза у двух кроликов из трех вызывало сравнительно небольшое их снижение. Таким образом, кролики и обезьяны при больших порциях съедали корма в течение опыта значительно больше, чем при малых порциях; собаки в условиях работы в манеже при больших порциях съедали корма меньше,

чем при малых порциях, а при постановке опытов в экспериментальной комнате, наоборот, при больших порциях съедали корма больше.

Из приведенных данных следует, что у кроликов, собак и обезьян в отличие от золотых карасей и канареек обратно пропорциональной зависимости между величиной пищевого подкрепления и количеством условных рефлексов не наблюдается.

Для выяснения роли условных раздражителей в прекращении условных рефлексов в опыте была проведена серия экспериментов с разными способами подачи еды. В одних опытах еда давалась сразу в большом количестве на время, равное времени обычного опыта, а в других — малыми порциями с обычными паузами, но без применения раздражителей.

Результаты этих опытов показали, что золотые рыбки и канарейки в опытах без применения условных раздражителей как при подаче еды малыми порциями, так и при подаче ее сразу в большом количестве, съедают пищи столько же, сколько в опытах с применением условных раздражителей.

В отличие от рыб и птиц кролики, собаки и обезьяны в опытах без применения условных раздражителей съедали значительно больше корма, чем в опытах с их применением.

Таким образом, если у рыб и птиц прекращение условных рефлексов наступает в результате насыщения и действие условных раздражителей при нашей постановке опытов не оказывает существенного влияния на максимальное количество рефлексов, то у кроликов, собак и обезьян условные рефлексы прекращаются задолго до полного насыщения животных, и, следовательно, известную роль в прекращении условных рефлексов играют условные раздражители. Этот вывод подтвердился также в опытах с кормлением животных сразу после прекращения условных рефлексов на применяемый условный раздражитель — после опыта животные съедали еще значительное количество корма, иногда превышавшее съеденное ими во время опыта.

В связи с этим возникло предположение о том, что прекращение условнорефлекторной деятельности на многократно применяемый сигнал у млекопитающих связано с развитием торможения в коре больших полушарий. Это предположение подтвердилось рядом фактов. Оказалось, что временное восстановление условных рефлексов, заторможенных в результате многократного применения в опыте одного раздражителя, может быть достигнуто применением другого условного раздражителя, того или иного постороннего раздражителя, сменой пищевого подкрепления, а также однократной подачей кормушки без применения условного раздражителя. Все эти приемы, повышая возбудимость коры больших полушарий, приводили к временному устранению тормозного состояния и восстановлению рефлексов. После растормаживания животные обычно еще 2—8 раз отвечали двигательной пищевой реакцией на применяемый условный раздражитель.

Таким образом, у кроликов, собак и обезьян наряду с известной степенью насыщения, ведущей к снижению возбудимости пищевого центра, существенную роль в прекращении двигательных пищевых условных рефлексов в опыте играет торможение.

Для выяснения значения обстановки опыта в развитии торможения в коре больших полушарий были поставлены опыты на собаках и обезьянах. Опыты на собаках, проведенные в условиях звуконепроницаемой камеры, лабораторной комнаты и манежа, показали, что хотя торможение у них возникает во всех этих условиях, однако наиболее быстро оно раз-

вивается при проведении опытов в камере. Точно так же помещение обезьян на время опыта вместо большой жилой клетки ($3\text{м} \times 3\text{м} \times 2\text{м}$) в малую ($0.5\text{м} \times 0.5 \times 0.5\text{м}$) резко снижает количество ответных реакций животного. Следовательно, обстановка опыта существенно влияет на количество условных рефлексов в опыте. Чем больше ограничиваются движения животного и чем больше животное изолируется от внешних раздражений, тем быстрее развивается торможение условных рефлексов.

Полученный экспериментальный материал свидетельствует о том, что длительное, в течение многих месяцев, многократное повторение в каждом опыте короткоотставленного условного раздражителя (3—20 тыс. его применений за 1.5—2 года) в условиях применявшейся нами двигательной пищевой методики не приводит ни к истощению первых элементов головного мозга исследованных видов животных, ни к хроническому угашению с подкреплением.

Результаты проведенных исследований показали, что многократное, до прекращения ответных реакций, применение в опыте условного раздражителя позволяет выявлять изменения в функциональном состоянии головного мозга, возникающие в связи с действием на центральную нервную систему животных различных факторов внешней и внутренней среды и условий проведения эксперимента.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., Тр. Физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. IX, 1940.
 Болдырев В. Н., Харьк. медиц. журн., т. IV, № 6—7, 1907.
 Воронин Л. Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. Изд. МГУ, М., 1957.
 Журавлев П. П., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. III, в. 1, 1928.
 Крамова А. А., сб. «Условные рефлексы. Процессы истощения и восстановления высшей нервной деятельности». (Тр. Укр. психоневрол. инст., т. XVII), Киев—Харьков, 1946.
 Крамова А. А., сб. «Вопросы физиологии», № 2, Киев, 1952.
 Крамова А. А., Журн. высш. нервн. деят., т. VII, в. 5, 1957.
 Кряжев В. Я. Высшая нервная деятельность животных в условиях общения. Медгиз, М., 1955.
 Розенталь И. С., Арх. биол. наук, т. XXXII, в. 3, 1932.
 Соловейчик Д. И., Тр. Физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. IX, 1940.
 Строганов В. В., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. III, в. 2 и 3, 1929.
 Федоров В. К., Тр. Физиол. лабор. им. И. П. Павлова, т. XI, 1944.
 Фольборт Г. В., Тр. Общ. русск. врачей в СПб., год 75-й, январь—февраль, 1908.
 Фуголь О. М., сб. «Условные рефлексы. Процессы истощения и восстановления высшей нервной деятельности». (Тр. Укр. психоневрол. инст., т. XVII), Киев—Харьков, 1946.
 Фуголь О. М. Процессы истощения и восстановления у собак с разными типами высшей нервной деятельности. Автореф. дисс. Харьков, 1952.
 Фуголь О. М., сб. «Физиология первых процессов», Изд. АН УССР, Киев, 1955.
 Хазен С. Б. О соотношении размеров безусловного и условного слюноотделительных рефлексов. Дисс. СПб., 1908.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ПИЩЕВЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ
НА ЦЕПИ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ У НЕКОТОРЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ¹**

*А. В. БАРУ, О. В. МАЛИНОВСКИЙ, Н. П. ОВЧИННИКОВА,
Н. В. ПРАЗДНИКОВА и В. В. ЧЕРНОМОРДИКОВА*

(Лаборатория сравнительной физиологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Л. Г. Воронин)

Внешняя среда действует на организм животных сложными комплексами раздражителей, находящихся в самых разнообразных временных и силовых отношениях друг к другу.

В зависимости от степени развития аналитико-синтетических механизмов центральной нервной системы животное может более или менее дифференцированно воспринимать окружающую среду, адекватно ответить на ее малейшие изменения.

Уже самый факт выработки условного рефлекса свидетельствует о наличии аналитико-синтетических возможностей высшего отдела центральной нервной системы, ибо образование временной связи происходит в силу выделения какого-либо раздражителя из массы других и связи его с определенной деятельностью организма.

При изучении с помощью применяемой в лаборатории двигательной пищевой методики образования положительных и отрицательных условных рефлексов на одиночные раздражители у различных позвоночных животных был обнаружен факт возможности выработки в короткие сроки положительных, дифференцировочных условных рефлексов, условного торможения, переделок сигнального значения раздражителей и других реакций.

Возможность же количественной оценки этих реакций и сопоставления их с уровнем эволюционного развития животных поставлена нами под сомнение, так как была установлена зависимость этих реакций от различных условий: от силы и адекватности условного и безусловного раздражителей, условий опыта (т. е. таких условий, учесть которые и уравнять для разнообразных животных в настоящее время не представляется возможным), и др.

Аналитико-синтетическая деятельность центральной нервной системы наиболее точно выявляется при изучении образования условных рефлексов на сложные цепные и комплексные раздражители. Условные рефлексы на цепи раздражителей классической секреторной методикой изучали на собаках К. И. Купетман (1923), И. Т. Богословский (1948), И. А. Алексеева (1948), Л. Г. Воронин (1948, 1952), В. К. Красуский (1949, 1952). По двигательной методике на собаках — И. Беритов и И. Ш. Топурия (1929), И. С. Беритов и А. Н. Брегадзе (1929), А. Н. Бре-

¹ Работа выполнена в 1952—1953 гг.

гадзе (1937), Л. Г. Воронин (1948), на обезьянах — Г. И. Ширкова (1949), Л. А. Фирсов (1952), О. В. Малиновский (1953), на кроликах — А. В. Бару (1954), на птицах — Н. П. Овчинникова (1955) и на золотых рыбках — Н. В. Праздникова (1955).

В настоящем исследовании, проведенном на различных представителях филогенетических групп (золотых карасях, греческих черепахах, воронах, галках, голубях, курах, кроликах, собаках и павианах гамадрилах), изучалась динамика образования условных рефлексов на цепи раздражителей, а также возможность сложного синтеза у животных и некоторые физиологические механизмы этого процесса.

Показателем условного рефлекса в наших опытах служила специализированная двигательная реакция. Применяемые цепные раздражители состояли из трех членов, каждый из которых действовал изолированно, сменяясь без паузы следующим членом. В качестве компонентов цепного раздражителя использовались такие раздражители, с которыми подопытные животные ранее не встречались, но условнорефлекторная реакция на которые у других животных того же вида ранее изучалась. Пищевое подкрепление производилось во время действия последнего члена цепного раздражителя.

Как показало наше исследование, у всех подопытных животных условные рефлексы на трехкомпонентную цепь раздражителей выработались в те же сроки, как и на одиночные, которые являлись компонентами цепного раздражителя.

Динамика образования условных рефлексов на цепной раздражитель у золотых карасей, греческих черепах, кроликов, собак и обезьян была однотипной.

Вначале приобретал сигнальное значение последний компонент сложного раздражителя, как совпадающий во времени с пищевым подкреплением. Затем сигнальное значение последовательно приобретали второй и первый компоненты, сочетающиеся с безусловным подкреплением лишь своими следами. Эта динамика образования условных рефлексов на цепной раздражитель несколько в меньшей мере проявлялась у птиц, у которых с самого начала образования условного рефлекса наблюдалась двигательная условная реакция на все члены цепного раздражителя и была особенно выражена при действии первого «пускового».

В исследованиях, проведенных на собаках Л. Г. Ворониным (1952), было показано, что сложный анализ и синтез цепного раздражителя, при котором он воспринимается как единый раздражитель, выражается в том, что:

1) исчезает или резко уменьшается условнорефлекторная реакция на компоненты цепного раздражителя, примененные изолированно, а также на цепи, в которой один или несколько членов заменены паузой или посторонним раздражителем, тогда как на обычную цепь раздражителей условная реакция сохраняется;

2) цепи, состоящие из тех же компонентов, что и положительная цепь раздражителей, но с измененным порядком следования их друг за другом, воспринимаются как качественно новые раздражители.

Для выяснения степени анализа и синтеза трехчленных цепей раздражителей в наших опытах мы пользовались теми же показателями.

Исследование этого вопроса было проведено в двух сериях опытов. В первой серии изучалась возможность наступления анализа и синтеза при длительной тренировке условного рефлекса на цепной раздражитель, иначе — появления его в результате специализации условного рефлекса.

Во второй серии опытов уже на ранних этапах тренировки условного рефлекса на цепной раздражитель проводилась выработка дифференцировочного торможения и только после укрепления дифференцировочного торможения и запаздывания проверялись анализ и синтез цепного раздражителя. При этом в качестве дифференцировочных использовались цепные раздражители с измененным порядком следования членов или с заменой одного из них посторонним раздражителем.

В опытах с кроликами, птицами, собаками и обезьянами было обнаружено, что на определенном этапе тренировки условного рефлекса на цепь раздражителей без предварительной выработки дифференцировочного торможения цепной раздражитель с измененным порядком следования его членов уже при первом и последующих применениях не вызывает ответной реакции. У золотых карасей и черепах это наблюдалось лишь после специальной выработки дифференцированных цепей, различающихся порядком следования компонентов. Результаты испытаний степени анализа и синтеза трехчленных цепей раздражителей различными животными представлены в таблице.

Подопытные животные	Количество животных				Количество сочетаний (кратчайшие варианты) цепного раздражителя, необходимое для:	
	всего в опытах	у которых наблюдался:			специализации цепного рефлекса	полного синтеза цепи раздражителей
		неполный (частичный) синтез	полный синтез	отсутствии синтеза		
Золотые караси	6	—	2	4	Опыты не проводились	780—1282
Греческие черепахи . .	5	3	—	2		—
Вороны } Галки } Голуби } Куры }	15	—	12	3	247—543	334—420
Кролики	8	4	2	2	420—650	678—1200
Собаки	2	—	2	—	264—270	399—410
Павианы гамадрилы .	2	—	2	—	30—60	30—60

В опытах с кроликами это явление наступало и становилось стойким после 420—656 применений условного раздражителя (см. табл. и рис. 1, А). В случаях же выработки активного дифференцирования цепных раздражителей, различающихся порядком следования компонентов, цепной раздражитель с измененным порядком следования компонентов утратил сигнальное значение значительно раньше, после 143—188 применений положительного цепного и 28 применений дифференцировочного раздражителя.

В опытах с птицами цепной раздражитель с измененным порядком следования его членов также, как правило, не вызывал условнорефлекторной реакции. Такое состояние наступало, как видно из таблицы, у птиц после 247—543 сочетаний (у ворон — 543, у галок — 437—478, у голубей — 247—492, у кур — 351—473).

У собак цепной раздражитель с измененным порядком следования компонентов перестал вызывать условнорефлекторную реакцию после 264—270 сочетаний.

В опытах с золотыми карасями и черепаха цепь с измененным порядком следования компонентов перестала вызывать ответную реакцию лишь после специальной выработки дифференцирования цепных раздражителей, различающихся порядком следования компонентов, и наблюдалась у рыбы № 8 после 63-го применения дифференцировочного раздражителя и после 1275—1282 применений положительной цепи, а у рыбы № 2 с 144-го применения дифференцировочного раздражителя и после 780 сочетаний положительного цепного раздражителя с условнорефлекторным движением и пищевым подкреплением.

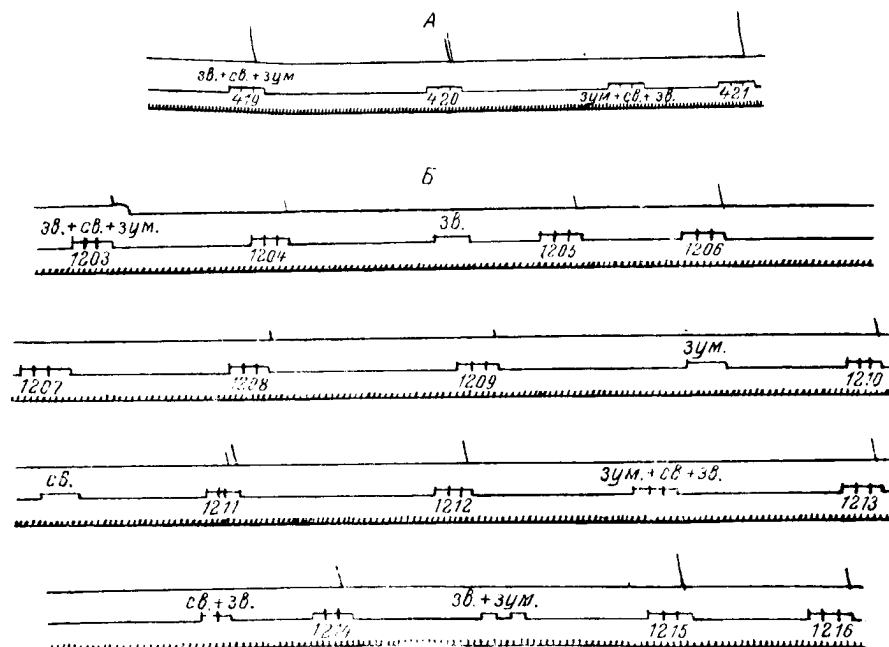


Рис. 1. Анализ и синтез условных раздражителей у кролика.

Сверху вниз: отметка условного рефлекса; отметка условного раздражителя (зв. — звонок, зв. — свет, зум. — зуммер); отметка времени (5 сек.). Цифры на этом рисунке и рис. 2 — порядковые номера применения раздражителя. Опыт 117, 6 IX 1953.

В опытах с черепаха длительная тренировка условного рефлекса на цепной раздражитель (до 600—800 сочетаний) не привела к его специализации. В результате выработки дифференцирования цепных раздражителей, различающихся порядком следования компонентов, у двух других черепах наметилась тенденция к потере сигнального значения цепным раздражителем при перестановке его членов. Цепной раздражитель с обратным порядком следования членов перестал в ряде применений вызывать ответную реакцию после 34—63 применений, но это явление не стало стойким и проявлялось не чаще, чем в 60% случаев.

Таким образом, отсутствие сигнального значения у цепных раздражителей при перестановке их членов являлось первым и наиболее постоянным проявлением анализа и синтеза цепного раздражителя. Другим показателем наличия синтеза является потеря сигнального значения отдельными членами цепного раздражителя при их изолированном применении в течение времени действия всей цепи и при сохранении в том же опыте ус-

ловнорефлекторной реакции на цепной раздражитель в целом. Испытания изолированного действия компонентов проводились не чаще одного раза в 10 дней.

В этом случае сложный синтез наблюдался на более поздних этапах тренировки и был прослежен не у всех подопытных животных. Так, из 8 подопытных кроликов он наблюдался у 2 (см. таблицу). В испытаниях, как это видно на рис. 1, Б, 1-й, 2-й и 3-й компоненты, примененные изолированно, не имеют сигнального значения, тогда как на цепной раздражитель условнорефлекторная реакция отчетливо выражена. У четырех других кроликов отсутствовала реакция на первый и второй компоненты, тогда как реакция на 3-й компонент, как правило, проявлялась,

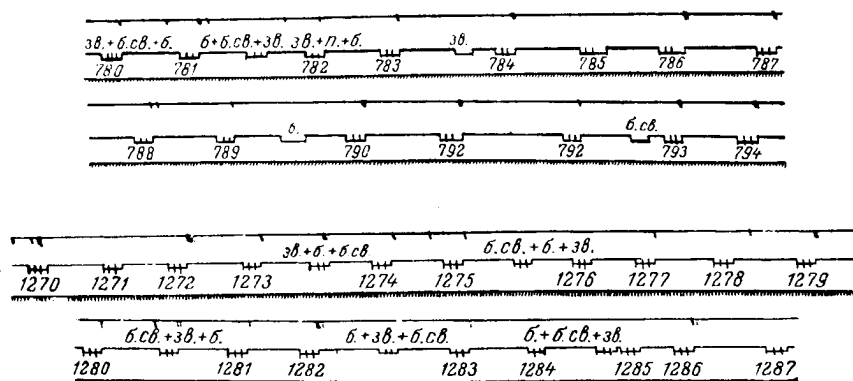


Рис. 2. Анализ и синтез условных раздражителей у золотого карася.

А — опыт 122, 9 VI 1953; Б — опыт 173, 19 X 1953. Сверху вниз: отметка условного рефлекса; отметка условного раздражителя (б. — бульканье, б. св. — белый свет, зв. — звонок, п. — пауза); отметка времени (3 сек.).

но латентный период ее был увеличен до 25—30 сек. и значительно превышал время действия раздражителя в составе цепного.

В опытах с птицами это явление также удалось наблюдать. Из 15 птиц у 12 наблюдался полный синтез цепного раздражителя. Например, у вороны № 1 после 334, 401 и 420 применений соответственно 1-й, 2-й, 3-й компоненты не имели сигнального значения, но у птиц, как и у кроликов, реакция на эти компоненты иногда проявлялась (отсутствие реакции на эти компоненты было непостоянным).

В опытах с собаками компоненты цепного раздражителя потеряли сигнальное значение после: первый — 74—86, второй — 291—299 и третий — 399—410 применений положительного цепного раздражителя.

В наших опытах с павианами гамадрилами так же, как и в опубликованной работе Г. И. Ширковой (1949), отсутствие сигнального значения компонентов цепного раздражителя при их изолированном применении наблюдалось после 30—60 применений цепного раздражителя.

Потеря сигнального значения компонентами цепного раздражителя в опытах с рыбами и черепахами наступала только после выработки дифференцирования цепных раздражителей, различающихся первым, вторым и третьим компонентами, а также перестановкой членов.

В опытах с рыбами, как видно из таблицы и кимограммы (рис. 2), наблюдалось отсутствие условного рефлекса при изолированном приме-

нении компонентов на фоне стойкой условнорефлекторной реакции на цепной раздражитель после 780 сочетаний. В опытах же с черепахами наблюдалась лишь тенденция к потере сигнального значения отдельными членами цепного раздражителя. Так, у 3 подопытных черепах из 5 первый член полностью не имел сигнального значения после 600—800 применений цепного раздражителя, второй член также в значительной мере утратил сигнальное значение (проявлял его менее, чем в 40 % случаев), и ни у одной из 5 подопытных черепах не наблюдалось потери сигнального значения третьим членом цепного раздражителя.

В этот период, когда компоненты цепного раздражителя при их изолированном применении не вызывали условнорефлекторной реакции, замена паузой или посторонним раздражителем какого-либо компонента цепного раздражителя вызывала исчезновение условного рефлекса на цепной раздражитель, и только раздражитель, в котором были в определенной последовательности все три компонента, вызывал условнорефлекторный ответ. Тот факт, что присутствие в сложном раздражителе компонента, оказавшегося недействительным при изолированном его применении, явилось необходимой предпосылкой для вызова условнорефлекторной реакции, говорит о том, что в центральной нервной системе животного произошло синтезирование отдельных раздражителей, составляющих цепь, в новый качественно отличный от своих составных частей раздражитель.

Таким образом, полученные данные показывают, что у всех исследованных групп животных при применении одних и тех же показателей возможен различный степени анализ и синтез сложного цепного раздражителя. Однако в опытах с кроликами, птицами, собаками и обезьянами анализ и синтез трехчленных цепных раздражителей наступил в результате тренировки условного рефлекса. В опытах с золотыми карасями анализ и синтез цепного раздражителя наблюдался лишь после выработки дифференцировочного торможения и запаздывания, что облегчало образование сложного анализа и синтеза цепного раздражителя, а в опытах с черепахами наблюдались лишь отдельные проявления синтетической деятельности, целостного же восприятия сложного раздражителя в той форме, в которой оно наблюдалось у других животных, достигнуто не было. Таким образом, наблюдались различия в степени синтеза сложных раздражителей, а также в скорости его наступления, что свидетельствует о больших синтетических возможностях у более высокоорганизованных животных. При этом можно также отметить, что при оценке возможностей различных животных к анализу и синтезу трехчленных цепных раздражителей по указанным выше пробам в опытах с птицами были достигнуты более высокие показатели, чем в опытах с кроликами, а в опытах с золотыми карасями более высокие, чем в опытах с черепахами.

Приведенные в таблице цифры говорят об эволюционном совершенствовании изучаемого процесса, но так как они представляют среднее из показателей, полученных на небольшом количестве животных, а проведенное в нашей лаборатории изучение индивидуальной изменчивости свойств нервных процессов показало большую вариабельность скоростей образования ряда реакций у животных одного и того же вида, то мы не можем считать их окончательно установленными и совершенно достоверными для указанных видов животных.

Мы хотим еще раз отметить, что приведенные в работе данные говорят о возможности животных к анализу и синтезу трехчленных цепей раздражителей.

Во второй части нашей работы мы выяснили значение коркового представительства безусловного центра в синтезе отдельных компонентов цепного раздражителя.

Представлялось интересным выяснить, каким образом осуществляется синтез отдельных компонентов цепного раздражителя, образуются ли ременные связи непосредственно между членами цепи и только последний из них в конечном счете связывается с безусловным центром, или в образовании связей между компонентами принимает участие безусловный центр. Для этого у павианов гамадрилов были выработаны пищевые выгательные условные рефлексы на двухчленную цепь раздражителей. После длительной тренировки этого условного рефлекса второй компонент цепи экстренно стал подкрепляться оборонительным безусловным раздражителем. На этом фоне применение цепи по-прежнему вызывало пищевую реакцию, а применение изолированно второго компонента — оборонительную.

В другой серии опытов производилась выработка оборонительного рефлекса на первый компонент пищевой цепи раздражителей. В этом случае при применении всей цепи на первый компонент животное осуществляло оборонительную реакцию, а на второй — пищевую. Таким образом, переключение сигнального значения одного компонента цепи не вызывало переключения значения другого компонента. Один и тот же раздражитель мог иметь различное сигнальное значение, в зависимости от того, как он применялся — изолированно или в цепи.

Это указывает на то, что в образовании связи между компонентами обязательно принимает участие безусловный центр. В противном случае, если бы эта связь замыкалась, не включая безусловный центр, переключение рефлекса на один из компонентов цепи повлекло бы за собой переключение рефлекса и на второй.

Следовательно, отдельные компоненты цепи раздражителей при их синтезе образуют комбинационный центр с включением в него коркового представительства безусловного рефлекса.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева И. А., Тринадцатое совещ. по физиол. пробл., посвящ. памяти И. П. Павлова, Тез. докл., Изд. АН СССР, Л., 1948.
- Бару А. В., Журн. высш. нервн. деят., т. IV, в. 5, 1954.
- Беритов И. С. и А. Н. Брегадзе, Медико-биол. журн., в. III, 1929.
- Беритов И. и Ш. Топурия, Русск. физиол. журн., т. XII, в. 6, 1929.
- Брегадзе А. Н., Тр. Инст. физиол. им. И. С. Бериташвили, № 3, 1937.
- Богословский И. Т., Тринадцатое совещ. по физиол. пробл., посвящ. памяти И. П. Павлова, Тез. докл., Изд. АН СССР, Л., 1948.
- Воронин Л. Г. Анализ и синтез сложных раздражителей нормальными и поврежденными полушариями головного мозга собаки. Изд. АМН СССР, М., 1948.
- Воронин Л. Г. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Медгиз, Л., 1952.
- Красуский В. К., Тр. Физиол. лабор. им. И. П. Павлова, т. XVI, 1949.
- Красуский В. К., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. I, 1952.
- Кунстман К. И., Извест. Петрогр. научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. VII, 1923.
- Малиновский О. В., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
- Овчинникова Н. П., Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 1, 1955.
- Праздникова Н. В., Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 6, 1955.
- Фирсов Л. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. I, 1952.
- Ширкова Г. И., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XXVIII, в. 3, 1949.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ВЕЛИЧИНЫ ПИЩЕВОГО ПОДКРЕПЛЕНИЯ
НА КОЛИЧЕСТВО УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ В ОПЫТЕ У КРОЛИКОВ**

А. В. БАРУ и Д. К. САЙДАШЕВА

(Лаборатория сравнительной физиологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Б. В. Павлов)

Настоящая работа является частью проведенных в лаборатории сравнительной физиологии высшей нервной деятельности исследований по изучению динамики двигательных пищевых условных рефлексов у животных различного филогенетического уровня при многократном применении в опыте условных раздражителей.

В исследованиях, проведенных в лаборатории, было обнаружено, что все подопытные виды животных (золотые рыбки, канарейки, голуби, кролики, собаки и павианы гамадрилы) способны в течение нескольких часов подряд отвечать условными рефлексами на многократно применяемый в опыте один и тот же условный раздражитель. При этом среднее количество условных рефлексов в опыте у золотых рыбок колебалось от 32 до 88, у канареек от 11 до 41, у кроликов от 13 до 80, у собак от 25 до 97, а у гамадрилов от 50 до 125.

Возникал вопрос, в какой мере максимальное количество условных рефлексов в опыте отражает функциональное состояние высших отделов центральной нервной системы. Для его решения необходимо было исследовать причины прекращения условных рефлексов в опыте.

Так как каждый условный рефлекс подкреплялся определенным количеством пищи, можно было думать, что прекращение условных реакций в опыте наступало вследствие насыщения.

В предварительных опытах, проведенных на кроликах (Бару), собаках (Чебыкин) и обезьянах (Болотина), было обнаружено, что после прекращения условных рефлексов на многократно применяемый в опыте условный раздражитель при действии другого условного раздражителя и подкреплении его тем же видом пищи животное вновь начинало отвечать на применение раздражителя условнорефлекторными реакциями. Действие экстрараздражителя также восстанавливало на некоторое время условнорефлекторную деятельность.

На основании этих данных можно было предположить, что прекращение условных рефлексов в опыте наступало ранее насыщения животных. Более подробно этот вопрос на кроликах был исследован в настоящей работе, задачей которой являлось изучение зависимости между количеством условных рефлексов в опыте и величиной пищевого подкрепления.

Зависимость величины условного рефлекса от величины безусловного подкрепления была исследована в работах В. В. Строганова (1929), С. В. Клещова (1936), Н. Н. Никитина (1933), Гента (Gantt, 1937), М. К. Пет-

овой (1937), А. М. Павловой (1941), В. А. Трошихина (1945), А. И. Мака-
нычева (1947) и др. Все эти авторы показали, что чем больше доза пище-
вого подкрепления, тем больше величина условного слюнного рефлекса.

Несколько иные данные были получены С. Л. Левиным (1932) на де-
ях. Изучая взаимоотношения между силой условных раздражителей
и величиной безусловного подкрепления, автор не наблюдал зависимо-
ти между величиной эффекта и количеством подкрепления. Наиболее
ильный раздражитель всегда обладал большей величиной условно-
ефлекторного эффекта. Карр (Carr, 1938) также указывает, что величина
подкрепления сверх определенного минимума не вносит разницы в услов-
ный рефлекс.

Зависимость же между величиной подкрепления и максимальным
количеством в опыте условных рефлексов до работ, проводимых в нашей
лаборатории, ранее не исследовалась. Между тем изучение этого вопроса
имеет значение, так как прием многократного применения в опыте услов-
ных раздражителей использовался рядом авторов для исследования хро-
ического угашения с подкреплением и предела работоспособности кле-
ок коры больших полушарий.

Методика

Опыты проводились на 8 кроликах, самках, в возрасте от полутора до двух лет
по двигательной пищевой методике (Малиновский, 1953).

Для выработки условных рефлексов кролики помещались в специальную камеру.
Подача условных раздражителей и пищевого подкрепления, а также регистрация
условных рефлексов осуществлялись с помощью автомата. Показателем условного
рефлекса у кролика служило дергание зубами за кольцо.

В качестве условного раздражителя применялся тон звукогенератора с частотой
1000 гц и громкостью 75 дб, который действовал 10 сек. с интервалом в 2 мин. Безу-
словное подкрепление подавалось не ранее 5 сек. от начала действия условного раз-
дражителя. Опыт прекращался после того, как кролик 6 раз подряд не отвечал дви-
гательной пищевой реакцией на условный раздражитель. Безусловным подкреплени-
ем в летней серии опытов служили листья одуванчика порциями по 3,5, 7 и 14 г,
в зимней серии — натертая морковь (величина порций 1, 2, 3 и 7 г).

Для проведения этих исследований большое значение имело состояние пищевой
возбудимости. Для поддержания относительно ровного фона пищевого возбуждения
был подобран индивидуальный пищевой рацион (40—60 г овса и 25—35 г сена), который
обеспечивал постоянство веса животных. Кролики взвешивались ежедневно перед
пытком. Колебания веса на протяжении каждой серии опытов не превышали 10%.

Результаты опытов

В первой серии опытов у кроликов изучалась динамика пищевых
безусловных рефлексов.

В течение 5 дней ежедневно определялось весовое количество листьев
одуванчика, съеденных животными за 1 и 2 часа как сразу всей порцией,
так и при подаче порциями в 2 и 4 г с интервалами в 2 мин., т. е. с такими же
интервалами, с которыми подавался условный раздражитель.

Оказалось, что кролики за 1 час (время, в течение которого обычно
продолжался опыт) поедали от 120 до 140 г, а за 2 часа — от 170 до 190 г
листьев одуванчика.

При подаче листьев одуванчика порциями в 2 и 4 г с 2-минутными ин-
тервалами выяснилось, что животные съедали за опыт столько же пищи,
сколько и при подаче ее сразу всей порцией.

Затем мы приступали к изучению зависимости количества условных
рефлексов в опыте от величины пищевого подкрепления.

Опыты на всех кроликах начинались с подкрепления 7 г листьев одуванчика (что являлось исходным). После установления относительно постоянного фона условных рефлексов при этой величине пищевого подкрепления (12—14 опытов) порция подкрепления изменялась.

После выяснения среднего количества условных рефлексов при новой порции подкрепления в течение 12—20 опытов снова в течение 7—10 опытов давалась исходная порция подкрепления. Таким образом, перед каждым изменением порции пищевого подкрепления мы возвращались

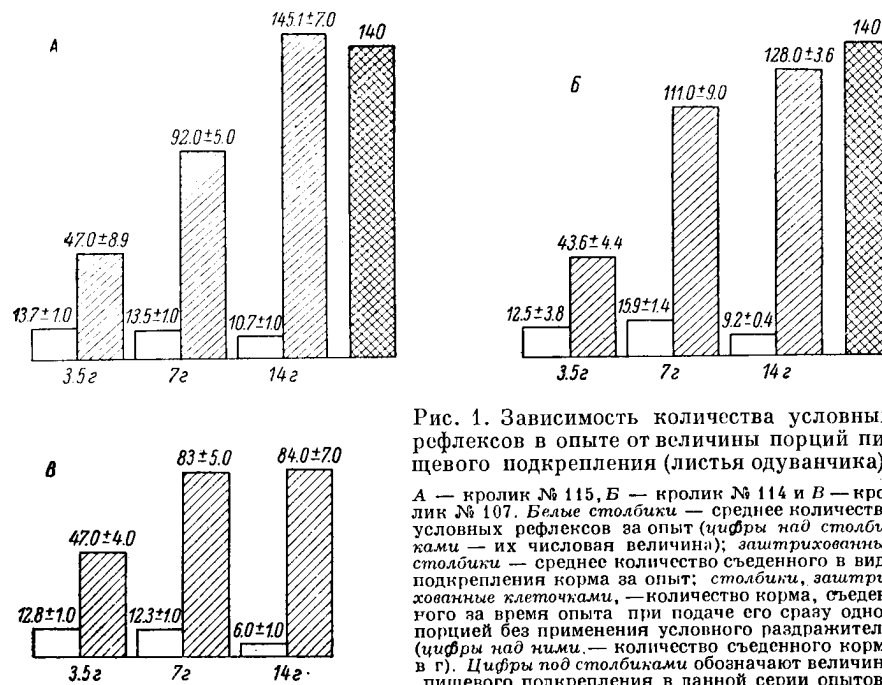


Рис. 1. Зависимость количества условных рефлексов в опыте от величины порций пищевого подкрепления (листья одуванчика).

А — кролик № 115, Б — кролик № 114 и В — кролик № 107. Белые столбики — среднее количество условных рефлексов за опыт (цифры над столбиками — их числовая величина); заштрихованные столбики — среднее количество съеденного в виде подкрепления корма за опыт; столбики, заштрихованные клеточками, — количество корма, съеденного за время опыта при подаче его сразу одной порцией без применения условного раздражителя (цифры над ними — количество съеденного корма в г). Цифры под столбиками обозначают величину пищевого подкрепления в данной серии опытов.

к исходному фону, с которым и сопоставлялось соответствующее количество условных рефлексов при измененной величине пищевого подкрепления. Во всех сериях опытов среднее количество положительных реакций при исходной порции подкрепления было относительно постоянным.

Данные о зависимости у кроликов количества условных рефлексов в опыте от величины пищевого подкрепления в летней серии опытов приведены на рис. 1 (А, Б и В).

Из рисунка видно, что у всех подопытных кроликов среднее количество условных рефлексов в опыте при использовании в качестве пищевого подкрепления 3.5 г листьев одуванчика составляло: у кролика № 115 — 13.7 ± 1.0 , у кролика № 107 — 12.8 ± 1.0 и у кролика № 114 — 12.5 ± 3.8 .

При увеличении порции подкрепления в два раза, с 3.5 до 7 г, количество условных рефлексов в опыте не изменилось и составило у кроликов №№ 115, 107 и 114 соответственно — 13.5 ± 1.0 , 12.3 ± 1.0 и 15.9 ± 1.4 , а количество съеденного кроликами в виде пищевого подкрепления корма увеличилось вдвое и составляло у кролика № 107 83.0 ± 5.0 г у кролика № 115 — 92.0 ± 5.0 и у кролика № 114 — 111.0 ± 9.0 г.

При дальнейшем увеличении пищевого подкрепления с 7 до 14 г количество условных рефлексов у кролика № 107 снизилось вдвое и состав

яло 6.0 ± 1.0 , а количество съеденной в виде подкрепления пищи не изменилось по сравнению с количеством пищи, съеденным при подкреплении условного раздражителя 7 г листьев одуванчика.

У двух других подопытных животных, № 115 и № 114, увеличение порции пищевого подкрепления с 7 до 14 г также вызвало уменьшение количества условных рефлексов в опыте, но это уменьшение было не столь большим, как у кролика № 107, при этом количество съедаемого ими в виде подкрепления корма равнялось весовому количеству листьев одуванчика, поедаемому этими кроликами за время опыта без применения условного раздражителя.

Таким образом, в результате летней серии опытов было установлено, что при порциях подкрепления в 3.5 и 7 г среднее количество условных рефлексов, осуществляемых животными в течение опыта, не изменяется, а, следовательно, не зависит от величины пищевого подкрепления. Прекращение условных рефлексов при действии условного раздражителя наступает при различной степени насыщения животного, а при подкреплении 3.5 г, во всяком случае, значительно раньше насыщения.

При подкреплении же 14 г листьев одуванчика прекращение условных рефлексов в опыте, по-видимому, связано с значительным насыщением кроликов, так как количество съедаемого в виде подкрепления корма, как правило, было равно весовому количеству листьев одуванчика, поедаемому животным за время, равное продолжительности опыта.

Аналогичные опыты были проведены в зимний период на трех кроликах, два из которых участвовали и в летних опытах, но при другом безусловном подкреплении — натертой моркови. Как и в предыдущей серии опытов, вначале изучалась безусловнорефлекторная пищевая деятельность. Подопытным кроликам давалась морковь в неограниченном количестве, и учитывалась поедаемость ее за 1, 2, 3 и 4 часа. Так как опыт продолжался в среднем 1 час, то нас интересовала и поедаемость главным образом за 1 час. За это время кролики №№ 115 и 114 поедали в среднем 122 г моркови, а кролик № 116 — около 150 г.

После исследования пищевой возбудимости у кроликов мы приступили к изучению динамики условнорефлекторной деятельности при различных порциях пищевого подкрепления.

В этой серии опытов применялись несколько меньшие порции пищевого подкрепления, в 1, 2, 3.5 и 7 г, главным образом для выяснения зависимости количества условных рефлексов в опыте от величины пищевого подкрепления в тех условиях, в которых ранее проводились исследования на всех подопытных животных, когда общее количество пищи, поедаемой при подкреплении, было значительно меньшим, чем количество, поедаемое за время, равное продолжительности опыта.

Результаты этой серии опытов приведены на рис. 2 (А, Б и В). Из рис. 2 (А и Б) видно, что при увеличении порции пищевого подкрепления с 1 г на 2 и 3.5 г количество условных рефлексов в опыте у кроликов №№ 115 и 116 мало изменялось и колебалось в пределах от 26.3 ± 4.8 до 23.2 ± 3.1 у кролика № 115 и от 28.4 ± 3.6 до 25.1 ± 2.6 у кролика № 116, тогда как количество съедаемого ими корма благодаря увеличению каждой порции подкрепления возросло с 26.3 до 81.2 у кролика № 115 и с 28.8 ± 4.2 до 84.5 ± 10.1 у кролика № 116.

В дальнейшем при увеличении порции подкрепления до 7 г у кролика № 115 наблюдалось резкое снижение числа условных рефлексов, а количество съеденного им в виде подкрепления корма увеличилось до 94 г.

Эта же закономерность наблюдалась и у кролика № 114 при подкреплении порциями корма в 3.5 и 7 г. Как видно на рис. 2, В, при подкреплении 3.5 г среднее количество условных рефлексов в опыте у этого кролика составляло 15.5 ± 0.5 , а количество съедаемого корма (натертой моркови) было равно 54.0 ± 2.0 г.

При подкреплении порциями моркови в 7 г среднее количество условных рефлексов за опыт у этого кролика мало изменилось (14.7 ± 0.5).

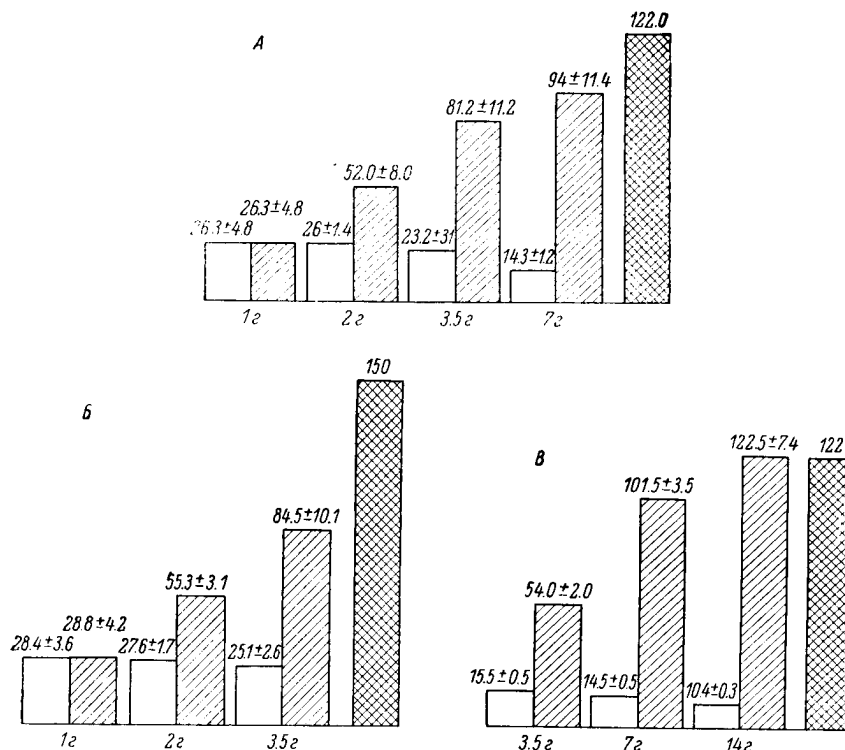


Рис. 2. Зависимость количества условных рефлексов в опыте от величины порций пищевого подкрепления (натертая морковь).

А — кролик № 115, Б — кролик № 116 и В — кролик № 114. Обозначения те же, что на рис. 1.

тогда как количество пищи, съеденной в виде подкрепления, увеличилось почти вдвое (101.5 ± 3.5 г).

При подкреплении порцией корма в 14 г число условных рефлексов снизилось до 10.4 ± 0.3 , а количество съеденного корма увеличилось до 122.5 ± 7.4 г и стало равно количеству корма, поедаемому за время, равное продолжительности опыта.

Из приведенных данных можно заключить, что изменение величины безусловного подкрепления в определенных пределах (1, 2, 3.5, а иногда и 7 г) не влияет на количество условных рефлексов, осуществляемых животным в опыте, и только при подкреплении порциями в 7 и 14 г количество условных рефлексов в опыте находится в обратно пропорциональной зависимости от величины подкрепления.

Таким образом, при сочетании действия условного раздражителя с небольшими по величине порциями подкрепления в 1, 2, 3.5 г прекра-

дение условных рефлексов в опыте наступало значительно раньше насыщения кроликов, а при подкреплении порциями в 7 и 14 г прекращение словных рефлексов, по-видимому, было вызвано насыщением.

Отсутствие в известных пределах связи между количеством условных рефлексов и степенью насыщения животного наблюдалось нами и в опыте применением кофеина. Оказалось возможным подобрать индивидуально для каждого из 8 подопытных кроликов такую дозу кофеина, которая во всех испытаниях резко увеличивала количество условных рефлексов.

Кофеин вводился кроликам подожно в виде натриево-бензойной оли. Испытывались дозы от 5 до 6 мг/кг (дозы даны в пересчете на чистый кофеин). Введение кофеина проводилось не чаще одного раза в 12 дней. Исследовалось влияние кофеина на количество условных рефлексов в опыте и на поедаемость в течение 2 и 4 часов корма, служившего пищевым подкреплением.

В качестве типичного примера на рис. 3 (А, В и В) приведены результаты этой серии опытов на кролике № 214.

Как видно из рис. 3, А, введение кофеина в дозе 13 мг/кг при всех испытаниях вызывало резкое увеличение количества условных рефлексов в опыте. Это увеличение количества условных рефлексов могло произойти как вследствие повышения возбудимости высших отделов центральной нервной системы, так и в результате повышения специально пищевой возбудимости. Поэтому в следующей серии опытов мы изучали влияние той же дозы кофеина на поедаемость.

Как видно из рис. 3, В, доза кофеина 13 мг/кг не вызывала увеличения количества корма, поедаемого кроликом за 2 и 4 часа, т. е. за время, равное продолжительности опыта. В повторном испытании влияния кофеина на количество условных рефлексов в опыте, проведенном после изучения действия кофеина на поедаемость (рис. 3, В), были получены данные, аналогичные полученным при предыдущих испытаниях, — кофеин в той же дозе 13 мг/кг вызывал увеличение количества ответных реакций с 20.0 ± 4.7 до 99.

Это увеличение количества условных рефлексов в опыте при повышении возбудимости коры головного мозга, вызванном введением кофеина, и относительное постоянство среднего количества условных рефлексов в опыте при изменении в указанных выше пределах порций пищевого подкрепления, т. е. относительная независимость количества условных

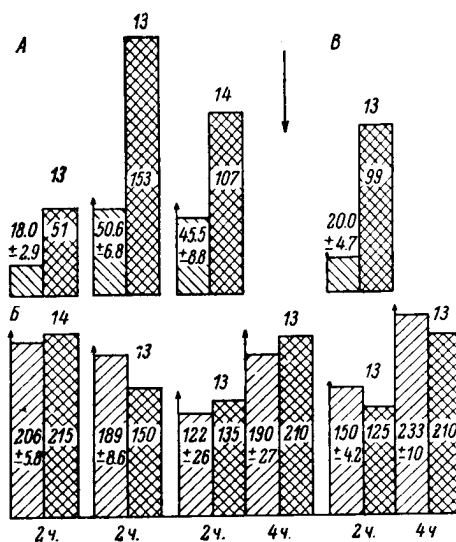


Рис. 3. Влияние введения кофеина на количество условных рефлексов в опыте (А, В) и на количество корма, поедаемого животным за время, равное продолжительности опыта (В). (Данные за 10 опытов).

А: заштрихованные столбики — среднее количество условных рефлексов в опыте перед введением кофеина; столбики с клеточками — то же при введении кофеина (цифры над столбиками указывают дозу кофеина на 1 кг живого веса животного). В: столбики заштрихованные — среднее количество корма (в г), поедаемое кроликом в течение 2 и 4 часов; столбики с клеточками — то же при введении кофеина за 10 мин. до опыта (доза указана над столбиками).

рефлексов от состояния пищевой возбудимости, наблюдались лишь при обычной (относительно постоянной) средней степени возбуждения пищевого центра.

Резкие изменения состояния пищевой возбудимости, вызванные кормлением животного перед опытом или голоданием, существенно изменяли количество условных рефлексов в опыте. Значительное увеличение этого количества наблюдалось при голодании сроком от 24 час. до 7 дней (падения веса тела на 10%). В этих опытах кролики получали пищу только во время опыта, что составляло в среднем по калорийности 20—30%

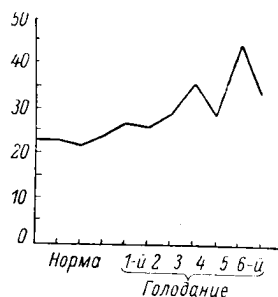


Рис. 4. Динамика максимального количества условных рефлексов в опытах при неполном голодании животного (кролик № 308).

По оси абсцисс — дни опытов; по оси ординат — максимальное количество ответов в опыте.

их дневного рациона; вода давалась по потребности. На рис. 4 показана динамика изменения количества условных рефлексов в опыте на протяжении 7 дней неполного голодания. Как видно из этого рисунка, количество условных рефлексов за опыт увеличивалось уже после 24 часов голодания, но достигало максимальных величин на 5-6-й день голодания. При проверке через фистулу степени освобождения желудка от пищи у контрольного кролика, совершенно не получавшего пищи в течение этого времени,¹ было обнаружено, что именно к 5—6-му дню желудок на 90% освобождался от пищи. Таким образом, как результаты опытов с введением кофеина и голоданием животных, так и опытов с подкреплением действия условного раздражителя различными порциями пищи показывают, что у кроликов максимальное количество условных рефлексов в опыте определяется функциональным состоянием центральной нервной системы, состоянием ее возбудимости. При повышении возбудимости как вследствие голодания, так и при введении кофеина наблюдается увеличение количества условных реакций. При среднем уровне и относительно постоянстве пищевой возбудимости количество условных рефлексов в опыте в известных пределах не зависит от величины пищевого подкрепления и их прекращение наступает вследствие развития торможения значительно ранее насыщения животного. На первый взгляд данные, полученные нами, находятся в противоречии с результатами исследований ряда авторов о влиянии величины пищевого подкрепления на величину условных рефлексов, объяснения которых сводятся к тому, что увеличение порции пищевого подкрепления вызывает большую загрузку коры головного мозга — повышение ее возбудимости. А так как в наших опытах повышение возбудимости коры больших полушарий сопровождалось увеличением количества условных рефлексов, то и в этих опытах можно было ожидать увеличения количества рефлексов в опыте. Однако этого не наблюдалось.

Можно думать, что количество условных реакций в опыте при разнообразных величинах пищевого подкрепления зависит от двух процессов: во-первых, от состояния возбудимости в начале опыта и, во-вторых, от степени ее снижения по ходу насыщения. Повышение возбудимости, вызванное большей порцией пищевого подкрепления, нивелируется

¹ Кролик получал только воду в неограниченном количестве.

в опыте бóльшим снижением возбудимости по ходу опыта ввиду более быстрого наступления определенной степени насыщения.

Сопоставляя полученные нами данные с результатами работ, выполненных на других животных сотрудниками Лаборатории сравнительной физиологии высшей нервной деятельности и опубликованных в настоящем сборнике в статье А. В. Бару, О. П. Болотиной, Н. А. Красуской, Е. В. Лукиной, Б. В. Павлова, Н. В. Праздниковой, В. И. Сафьянц и Д. А. Чебыкина,¹ можно отметить, что у рыб и птиц наблюдалась строгая обратно пропорциональная зависимость между количеством условных рефлексов в опыте и величиной пищевого подкрепления, а следовательно, и прекращение реакций в каждом опыте у этих животных наступало вследствие насыщения. В опытах на собаках и обезьянах, так же как и в наших опытах на кроликах, такая зависимость обнаружена не была, и прекращение условных рефлексов в опыте у этих животных при небольших порциях пищевого подкрепления наступало ранее насыщения и, по-видимому, было связано с развитием торможения.

ЛИТЕРАТУРА

- К л е щ е в С. В., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. VI, в. 2, 1936.
 Л е в и н С. Л., Арх. биол. наук, т. XXXII, в. 5—6, 1932.
 М а к а р ы ч е в А. И. «Закон силы» в учении о высшей нервной деятельности. Изд. АМН СССР, М., 1947.
 М а л и н о в с к и й О. В., Физиол. журн. СССР, т. XXXIX, № 1, 1953.
 Н и к и т и н Н. Н., Арх. биол. наук, т. XXXIII, в. 1—2, 1933.
 П а в л о в а А. М., Тр. Физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. X, 1941.
 П е т р о в а М. К., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. VII, 1937.
 С т р о г а н о в В. В., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. III, в. 2 и 3, 1929.
 Т р о ш и х и н В. А., Тр. Физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. XII, в. 2, 1945.
 C a r r H. A. Psych. Rev., v. 45, № 3, 1938.
 G a n t t W. H., Arch. Neurol. a. Psych., v. 37, № 4, 1937.

¹ См. в настоящем томе стр. 99.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ДИНАМИКА СЛЕДОВЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ У ПАВИАНОВ
ГАМАДРИЛОВ НА ФОНЕ ЦИКЛИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ
В ПОЛОВОЙ СФЕРЕ**

Н. А. КРАСУСКАЯ и Л. А. ФИРСОВ

(Лаборатория сравнительной физиологии высшей нервной деятельности, заведующий — Б. В. Павлов и Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности, заведующий — Ф. П. Майоров)

С первых лет изучения условных рефлексов на собаках хорошо известно, что уровень условнорефлекторной деятельности этих животных весьма зависим от эстрального цикла, беременности и других состояний репродуктивного аппарата (Кржишковский, 1910; Фурсиков, 1922; Розенталь, 1922; Крепс, 1924; Абуладзе, 1929; Пророков, 1941). В. Я. Катинас (1955) проводила исследование условных и безусловных слюнных рефлексов в разные периоды репродуктивного цикла у собак различных типов нервной системы, из которого видно, что накануне течки величина условных рефлексов у сильных уравновешенных собак снижается в гораздо меньшей степени, чем у слабых. Можно думать, что причиной глубоких нарушений условнорефлекторной деятельности собак в периоды гормональных перестроек (течка, беременность) является прежде всего недостаточность корковой регуляции подкорковых образований.

Мы не нашли в литературе сходных исследований на представителях приматов, а поэтому вынуждены сделать ссылку на работы, выполненные на собаках, полагая, что принципиальная сторона механизмов регуляции функций у приматов и собак должна быть в известной мере сходной.

Какова судьба различных видов внутреннего торможения, динамика следовых и запаздывающих условных рефлексов на фоне возрастания и увядания гормональной активности половой системы — вопросы, которые ждут тщательного и систематического исследования.

Каждый, кто сколько-нибудь продолжительно наблюдал поведение обезьян, мог довольно скоро убедиться, как долго они удерживают следы прошедших событий. Изучению этой функции обезьян посвящены многие десятки исследований (Tinklerough, 1932; Майоров, 1933; Вацуро, 1948; Рогинский, 1948; Войтонис, 1949; Абрамова, 1956). Однако во всех этих работах не было выяснено значения эндокринных факторов, лежащих в основании циклических изменений половой системы. Разумеется, наше соображение остается также в силе при разборе в этом аспекте исследований П. П. Пименова (1907), Ф. С. Гроссмана (1909) и других, изучавших основные физиологические закономерности следовых условных рефлексов на собаках.

Самки павианов гамадрилов имеют менструальный цикл с периодом около 4 недель. Эта биологическая закономерность проявляется и в не-

воле, если обезьянам создаются нормальные условия питания и содержания. У самок павианов гамадрилов имеется участок кожи, который весьма чувствителен к фолликулярному гормону. Это так называемая «половая кожа» (sexual skin), покрывающая ано-генитальную область. Началом полового цикла считается день, в течение которого не замечено никаких внешних признаков крови после очередной менструации. «Половая кожа» в это время обычно сморщена и имеет красновато-цианотичную расцветку. Период покоя крайне непродолжителен (а в ряде случаев его нет совсем), после чего начинается фаза набухания, достигающая максимального развития приблизительно через 11—12 дней. Вслед за этим отек довольно быстро спадает, и весь процесс заканчивается выделением крови (2—3 дня) (Zuckerman, 1932a, 1932b; Бочкарев, 1933).

Для большей точности мы делим весь период припухания половой кожи на фазу нарастания припухлости и фазу спада (инволюции). Каждая из этих фаз может быть условно расчленена на 4 периода (от + до +++++ и обратно). Таким образом, половой цикл самки павиана гамадрила разбивается на следующие фазы: а) пауза, б) фаза нарастания отека половой кожи (от + до +++++), в) фаза инволюции отека (от +++++ до +), г) предменструальная пауза, д) менструация (м).

Кроме имеющихся в литературе данных об особенностях поведения обезьян в разные фазы полового цикла (Zuckerman, 1932a, Тих, 1950, и др.), мы располагаем значительным количеством собственных наблюдений, сделанных над обезьянами в Институте физиологии им. И. П. Павлова. Оказывается, многие формы стадных отношений, уровень пищевой возбудимости, двигательная активность, состояние высшей нервной деятельности зависят от определенного состояния полового аппарата.

В своей работе мы попытались дать ответ на вопрос — как будут изменяться следовые условные рефлексы одного из видов низших обезьян (павианы гамадрилы) по ходу развития полового цикла.

Методика

Для изучения следовых условных рефлексов у обезьян мы воспользовались методикой так называемых отсроченных реакций, единство физиологических механизмов которых со следовыми условными рефлексам показано в работе Н. А. Шустина (1956).

Процедура исследования заключалась в предъявлении обезьяне, сидевшей в небольшой клетке, двух одинаковых кормушек, одна из которых на виду у животного заряжалась хорошо поедаемой пищей. Время зарядки всегда было 5 сек., а следовая пауза — 2 мин. На время следовой паузы кормушки экранировались. В конце следовой паузы площадка с кормушками придвигалась к клетке, экран удалялся и обезьяна могла выбрать любую из двух кормушек. В случае неправильного выбора площадка отодвигалась, что препятствовало выработке двигательной связи на бессистемный поиск. В течение опыта обезьяне предлагалось 10 зарядок.

Полученные результаты

Наши обезьяны — Зари (7 лет) и Калина (5 лет) — были хорошо приручены к персоналу, что чрезвычайно облегчало исследование.

Калина отличалась гораздо большей возбудимостью и склонностью к двигательным вспышкам, напоминающим истероидные припадки. Пищевая возбудимость этой обезьяны была непостоянной. Зари, более спокойное животное, как на эксперименте, так и в течение всего остального времени имела достаточную пищевую возбудимость.

Во время изучения следовых условных рефлексов делалось все возможное для уравнивания многих условий эксперимента, чтобы изменение

функционального состояния обезьян зависело бы главным образом от инкреторных влияний со стороны половой сферы.

Ввиду новизны вопроса мы не могли ограничиться исследованием обезьян на протяжении только случайно взятого цикла. Как видно из рис. 1, состояние следовых условных рефлексов у павиана гамадрила Калина было прослежено на протяжении трех циклов подряд, что значительно повышает достоверность экспериментального материала. Прежде всего бросается в глаза значительная стабильность в протекании половых

циклов. Обе обезьяны были вполне здоровыми. Это обстоятельство очень важно для исследования именно следовых условных рефлексов, по своей природе весьма лабильных.

Сравнение трех кривых рис. 1 показывает, что они в значительной степени однотипны. Сходство их прежде всего состоит в том, что край-

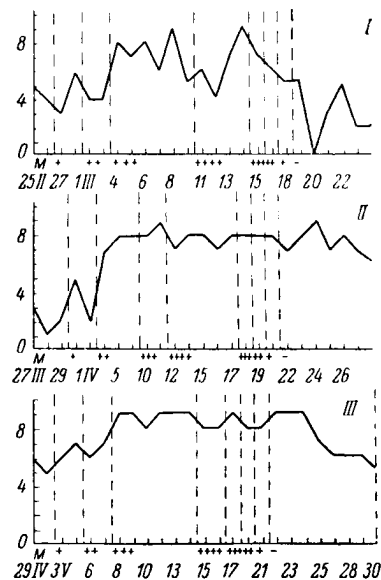


Рис. 1. Следовые условные рефлексы на фоне полового цикла у павиана гамадрила Калина.

По оси абсцисс — даты опытов и фазы полового цикла; по оси ординат — количество правильных решений из 10 вариантов (I, II и III — три половых цикла подряд).

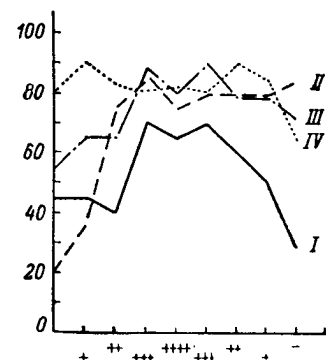


Рис. 2. Состояние следовых условных рефлексов у павиана гамадрила Калина на каждой фазе полового цикла.

По оси абсцисс — фазы полового цикла; по оси ординат — процент правильных решений. I — 1-й цикл, II — 2-й цикл, III — 3-й цикл, IV — цикл с хроническим бромированием.

ние фазы цикла (менструация и пауза) характеризуются наименьшим количеством правильных решений в течение опытного дня. Некоторое снижение правильных реакций отмечается также в период наибольшего отека наружных гениталий.

Из-за разной длительности отдельных фаз каждого из половых циклов, в продолжение которых производилось исследование следовых условных рефлексов, мы приводим процентное выражение числа правильных ответов для каждой фазы (рис. 2).

Кривые I, II, и III, соответствующие таковым же на рис. 1, почти повторяют одна другую. Учитывая то обстоятельство, что наше исследование затянулось на несколько месяцев, в течение которых функциональное состояние животных несомненно изменялось, эта повторяемость результатов очень важна. Очевидно, что внутренний (инкреторный) фактор, как компонент среди многих участвующих в формировании

определенного уровня корковой возбудимости, имеет большое значение. Это, однако, не означает, что внутренний фактор совершенно независим от влияний внешней среды. Нами были прослежены следовые условные рефлексы на фоне одного из циклов (29 дней), который по времени совпал с наступлением весеннего потепления, когда обезьяны переводились в летние вольеры. Вследствие значительных колебаний температуры воздуха животные временами находились то в зимних, то в летних помещениях. В какой степени это отразилось на следовых условных рефлексах, хорошо видно из кривой рис. 3 (отрезок *Б*).

Зависимость уровня корковой возбудимости от изменений, происходящих в половой сфере, прослежена нами и на павиане гамадриле Зари.

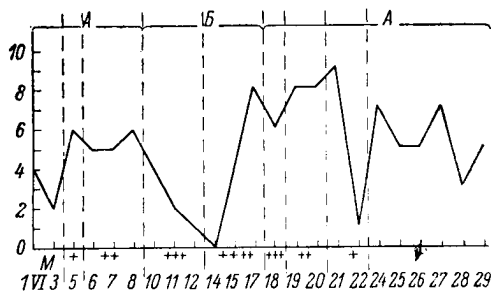


Рис. 3 Следовые условные рефлексы на фоне полового цикла у Калины в связи с изменением обстановки.

Обозначения те же, что на рис. 1 и в тексте.

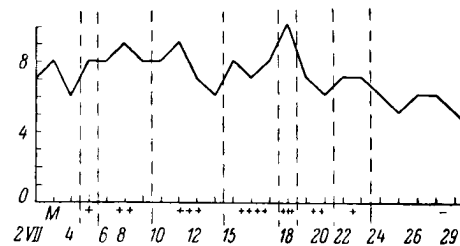


Рис. 4. Следовые условные рефлексы на фоне полового цикла у Зари.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Результаты, полученные на этом животном (рис. 4), лишь в деталях отличаются от описанных выше. У Зари, так же как и у Калины, минимум правильных решений приходится на период паузы. Следовательно, полученные факты говорят не только об индивидуальных качествах нейро-эндокринных взаимоотношений у обезьян, но прежде всего отображают биологические закономерности этого вида приматов.

Для выяснения физиологического основания периодического колебания условных следовых рефлексов были проведены сходные исследования на фоне хронического бромирования обезьян.

Бромистый натрий (из расчета 13.5 мг/кг веса) давался на протяжении всего полового цикла. Надо отметить, что уже через несколько дней от начала бромирования поведение обезьян изменилось. Калина, например, заметно снизила свою двигательную активность, а довольно часто до того возникавшие истероподобные припадки почти полностью исчезли. Латентный период условной реакции увеличился в 3—4 раза.

Исследование, произведенное на фоне хронического бромирования, показало значительную стабилизацию следовых условных рефлексов на протяжении всего полового цикла. Из рис. 2 (кривая *IV*) видно, что при бромировании количество правильных решений колебалось в пределах 80—90%, снижаясь только в предменструальной паузе до 67%. Эти цифры при сравнении кривых *I*, *II*, *III* и *IV* были наиболее высокими.

Бромистый натрий, следовательно, оказал явно положительное действие во время крайних фаз цикла, когда в коре головного мозга, по-видимому, нет достаточного концентрирования нервных процессов ввиду пониженной возбудимости.

Стадная жизнь обезьян, регулируемая врожденными отношениями, широко включает в себя целый комплекс реакций, направленных на взаимоотношение между особями разного пола. Жизнь стада протекает под неустанным наблюдением самца, регламентирующим как половые, так и другие функции всех особей. Можно себе представить, что возрастание уровня корковой деятельности самок в период, благоприятный для спаривания, направлено прежде всего на установление наиболее адекватного поведения, вызывающего позитивную реакцию со стороны вожака стада.

Разумеется, что в основе всего этого лежат прежде всего врожденные нервные механизмы, обеспечивающие репродуктивную функцию и продолжение вида. Индивидуальное же адаптирование обезьяны направлено на контакт с вожаком в условиях чрезвычайно сложных и весьма динамических ситуаций, характеризующих жизнь павианьего стада (Zuckerman, 1932a; Тих, 1950).

Надо думать, что сложность и подвижность стадных отношений, составляющие биологическую канву поведения этих преимущественно наземных обезьян, отразилась также на свойствах их мозговых функций. Варьирование уровня корковой возбудимости самок в период разной активности половой кожи обезьян хорошо определялось по состоянию следовых условных рефлексов.

В соответствии с имеющимся функциональным фоном нервной системы сказывалось действие хронически назначавшегося бромистого натрия, по-видимому, улучшавшего метаболизм корковых клеток, что внешне проявлялось уравниванием протекающих в них нервных процессов.

Следовательно, как материалы, полученные ранее на собаках, так и наши, добытые на низших обезьянах, подчеркивают исключительную значимость половой инкреции в состоянии высшей нервной деятельности животных. Несомненно, что она играет известную роль и в корковой регуляции человека, многие нейрогуморальные механизмы которого весьма близки тем, которые известны как присущие высшим животным, в особенности обезьянам.

Выводы

1. Следовые условные рефлексy самок павианов гамадрилов закономерно изменяются в соответствии с половым циклом.
2. Хроническое бромирование обезьян способствует концентрации внутреннего торможения в периоды обычного снижения корковой возбудимости, что по времени совпадает с фазами наименьшей активности в половой сфере.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Р. А. К физиологии следовых условных рефлексов у собак и низших обезьян. Автореф. дисс. Л., 1956.
- Булладзе К. С., Русск. физиол. журн., т. XII, в. 1, 1929.
- Бочкарев П. В., Арх. биол. наук, т. XXXIII, в. 1—2, 1933.
- Вацуро Э. Г. Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе). Изд. АМН СССР, М., 1948.
- Войтонис Н. Ю. Предыстория интеллекта. (К проблеме антропогенеза). Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.
- Гроссман Ф. С. Материалы к физиологии следовых условных слюнных рефлексов. Дисс. СПб., 1909.
- Катинас В. Я., Журн. выпш. нервн. деят., т. V, в. 3, 1955.
- Крепс Е. М., Русск. физиол. журн., т. VI, в. 4, 5 и 6, 1924.
- (Кржишковский К. Н.) K. N. Kschischkowski, Ztbltt. f. Physiol, Bd. XXIV, № 11, 1910.

- М а й о р о в Ф. П., *Арх. биол. наук*, т. XXXIII, в. 5—6, 1933.
П и м е н о в П. П. Особая группа условных рефлексов. Дисс. СПб., 1907.
П р о р о к о в И. Р., *Тр. Физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова*, т. X, 1941.
Р о г и н с к и й Г. З. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Изд. ЛГУ, Л., 1948.
Р о з е н т а л ь И. С., *Русск. физиол. журн.*, т. V, в. 1, 2 и 3, 1922.
Т и х Н. А. Стадная жизнь обезьян и средства их общения в свете проблемы антропогенеза. Автореф. дисс. Л., 1950.
Ф у р с и к о в Д. С., *Арх. биол. наук*, т. XXI, в. 3—5, 1922.
Ш у с т и н Н. А., *Журн. высш. нервн. деят.*, т. VI, в. 2, 1956.
T i n k l e r a u g h O. L. *Journ. comp. Psychol.*, v. XIII, № 2, 1932.
Z u c k e r m a n S., *Brit. med. Journ.*, № 3754, 1932a.
Z u c k e r m a n S. *The social life of monkeys and apes*. London, 1932b.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**К ВОПРОСУ О РОЛИ ГОЛОВНОГО МОЗГА
В ФУНКЦИИ РАЗМНОЖЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ**
**С О О Б Щ Е Н И Е I. НАБЛЮДЕНИЯ НАД СОБАКАМИ-
САМКАМИ, ЛИШЕННЫМИ ДИСТАНТНЫХ РЕЦЕПТОРОВ**

Л. В. ЛОБАНОВА

(Лаборатория интероцептивных условных рефлексов. Заведующий—Э. Ш. Айрапетьянц)

Изучая высшую нервную деятельность собак, лишенных периферических концов дистантных анализаторов (Лобанова, 1954а, 1954б, 1956а, 1956б; Айрапетьянц, 1956), мы сделали также некоторые наблюдения над функцией размножения у этих животных.

Рядом исследователей (Галкин, 1933; Абуладзе, 1936, и др.) было показано, что одновременное выключение периферических концов дистантных анализаторов у собак ведет к значительному снижению тонуса коры головного мозга. Наряду с этим при последовательном, поэтапном выключении зрения, слуха и обоняния после периода ослабления корковой деятельности, связанного с выключением того или иного анализатора, мы наблюдали при определенных условиях частичное или полное восстановление условнорефлекторной деятельности, а в ряде случаев — усиление аналитико-синтетической деятельности оставшихся анализаторов.

Можно было полагать, что перестройка в нервной системе животных, лишенных частично возможности контактировать с внешней средой, отразится и на рефлексах, связанных с размножением. По этому вопросу известно наблюдение С. В. Галкина, свидетельствующее об отсутствии каких-либо признаков полового возбуждения у самца с перерезанными обонятельными нервами в присутствии самки, находящейся в течке. По данным Брукса (Brooks, 1936), половая деятельность кроликов сохраняется после удаления обонятельных луковиц, энуклеации и разрушения слухового аппарата.

В литературе имеются данные о половых рефлексах у животных, лишенных центральных концов анализаторов путем частичной или полной декорткации. Так, например, Г. П. Зеленый (1949) отмечает отсутствие каких-либо признаков *libido* у самца без передних половин коры больших полушарий в присутствии самки. У другого самца с двусторонним удалением коры задних половин полушарий Г. П. Зеленый наблюдал резко выраженное половое возбуждение с эрекцией. От самца и самки без коры одного полушария удалось получить потомство. Автор наблюдал также течку у двух полностью декортицированных самок и даже *coitus* одной из них с нормальным самцом. Потомство получено не было, так как вскоре после случки собака погибла.¹ С. И. Лебединская и И. С. Ро-

¹ После того как статья была сдана в настоящий том, нам удалось наблюдать беременность, роды и вскармливание потомства у бескорковой собаки (Лобанова, 1959).

зенталь (1935) констатировали у бескоркового самца половое возбуждение без эрекции по отношению к нормальной самке в течке. Н. Ю. Белеиков (1957) описал хорошо выраженное libido и попытки к coitus у бескоркового кота, а также случай оплодотворения декортицированным котом кошки, лишенной коры одного полушария головного мозга.

В настоящем сообщении мы коснемся в основном данных о функции размножения у собак-самок, лишенных периферических концов зрительного, слухового, обонятельного и вестибулярного анализаторов. Свои наблюдения мы проводили над тремя самками — Норкой, Травкой и Камой.

Выключение дистантных анализаторов производилось с помощью энуклеации обоих глазных яблок, перерезки обонятельных нервов и лабиринтэктомии.

Норке к началу исследования было около 7 лет. Последовательность операций у нее была следующей: сначала производилась энуклеация, через 35 дней — перерезка обонятельных нервов, более чем через полгода — лабиринтэктомия.

Травка (рожд. 27 II 1954) подверглась энуклеации в 7-месячном возрасте. Через 6 мес. у нее была произведена перерезка обонятельных нервов, после чего через 3 мес. — лабиринтэктомия.

У Камы (рожд. 15 VI 1955) в 10-месячном возрасте, до наступления полового созревания, было произведено одномоментное выключение зрения, обоняния, слуха и вестибулярного аппарата.

Н о р к а. Первую течку у Норки мы зарегистрировали 18 мая 1954 г., спустя 5 мес. после лабиринтэктомии. Через 10 дней течка прервалась на 3 дня, затем опять возобновилась. После перерыва течка продолжалась еще 35 дней (всего 45 дней). До 26-го дня течки Норка не подпускала к себе самца. Начиная с 26-го дня поведение Норки изменилось: на 26-й и 28-й день были произведены 3 вязки с нормальным самцом. Вслед за последней вязкой кровянистые выделения из влагалища наблюдались еще в течение 2 недель. В результате случки наступила беременность, продолжавшаяся 69 дней (счет ведется от первой вязки). Беременность протекала нормально. Собака принесла 4 щенка, один из которых оказался мертвым. При выходе плода из влагалища Норка перегрызала пупочный канатик, разгрызала и съедала околоплодный пузырь, после чего сразу же начинала облизывать щенка. «Родительский» рефлекс у Норки проявлялся в полном объеме. Как и нормальная самка, она часто облизывала щенков, особенно тщательно область живота и промежности, находила и перетаскивала их в люльку, если они расползались по клетке. Щенки росли здоровыми нормально развивались и достигли взрослого состояния. Впоследствии на животных было проведено исследование по методике условных рефлексов. Их высшая нервная деятельность не представляла никаких отклонений от нормы.

Вторая течка началась у Норки 8 марта 1955 г. (почти через 10 месяцев после первой). Через 17 дней самка обнаружила готовность к половому акту. Вязка была произведена на 17-й и 19-й дни течки. На протяжении 16 дней после вязки имели еще место кровянистые влагалищные выделения. Общая продолжительность течки на этот раз составляла 35 дней. Беременность, продолжавшаяся 70 дней, закончилась благополучными родами. Норка родила 3 здоровых детенышей, которые, как и первые, развивались нормально и достигли взрослого состояния. «Родительский» рефлекс и на этот раз проявлялся у Норки в полной мере.

Третья течка наступила 11 января 1956 г., через 10 мес. после второй.

Кровянистые выделения из влагалища наблюдались только 8 дней. На 8-й день попытка произвести случку не удалась.

Четвертая течка была зарегистрирована 30 мая 1956 г., через 4.5 мес. после третьей. Вязка производилась 3 раза (на 16-й и 17-й дни), после чего кровянистые выделения из влагалища наблюдались еще 5 дней. Общая продолжительность течки составляла 22 дня. Роды наступили на 65-й день и продолжались 17 часов. В норме продолжительность родов у собак колеблется в пределах от 10—15 мин. до 12 часов (Азимов и др., 1954). Собака родила 5 щенков, 3 из них были мертвыми, 2 других погибли вскоре после рождения.

Пятую течку мы наблюдали через 12.5 мес. (18 VI 1957). К случке собака оказалась готовой на 23-й день. Вязка была произведена трижды (на 23-й, 24-й и 25-й дни). Общая продолжительность течки составляла 31 день. Беременность продолжалась 65 дней. Норка родила 4 здоровых щенков. Их рост и развитие не представляли отклонений от нормы.

Т р а в к а. Первая течка после выключения дистантных рецепторов началась у Травки 9 октября 1955 г. и продолжалась 21 день. На 7-й, 10-й, 12-й, 14-й, 17-й, 19-й и 21-й дни от начала течки были сделаны попытки произвести случку. Вязка не состоялась.

Вторая течка наступила 3 V 1957, через 1 год 7 мес. после первой. На 7-й, 10-й и 12-й дни течки в присутствии самца самка не проявляла половой активности. При попытке самца произвести садку садилась или ложилась на пол. На 12-й день течки при искусственном удержании самки самец произвел акт совокупления. Через 3 дня течка прекратилась, общая ее продолжительность на этот раз составляла 15 дней. В результате случки наступила беременность. Собака ощенилась на 59-й день. Родилось четыре щенка, они были найдены в околоплодных сумках в разных углах клетки. Самка не обнаруживала по отношению к ним никаких признаков «родительского» рефлекса. Один щенок погиб, так как не был во время освобожден от околоплодной сумки, трех других удалось спасти, применив искусственное дыхание. В дальнейшем собака подпускала щенков к соскам, но почти никогда их не облизывала. Для нормального функционирования мочевого пузыря и кишечника у щенков приходилось два-три раза в день массировать им нижнюю часть живота и область промежности.

К а м а. Впервые течка у Камы наступила 19 сентября 1957 г., в возрасте 2 лет 3 мес. и продолжалась 17 дней. Вязка не состоялась ни на 12-й, ни на 13-й, 14-й, 16-й и 17-й дни течки.

Подведем итог нашим наблюдениям.

Поведение Норки во время течки было обычным для самок в этот период, собака оказалась способной к осуществлению нормального полового акта, воспроизведению и воспитанию здорового потомства. Однако продолжительность течки не всегда соответствовала норме и не была постоянной. Первая течка продолжалась 45 дней, к случке собака была готова на 26-й день, вторая течка продолжалась 35 дней, случка стала возможной на 17-й день, третья течка продолжалась всего 8 дней, вязка не состоялась, четвертая течка продолжалась 22 дня, вязка оказалась возможной на 16-й день, пятая — на 31-й день, готовность к осуществлению полового акта собака обнаружила на 23-й день. Напомним, что в норме течка у собак продолжается 8—14 дней (Азимов и др., 1954; Иванов, Троицкий, 1955). К сожалению, у нас нет сведений относительно продолжительности течки и сроков вязки у Норки до выключения дистантных рецепторов, нам известно лишь, что собака осуществляла половой акт

что беременность длилась у нее 62 дня. После же выключения рецепторов первая беременность продолжалась 69 дней, вторая — 70, третья и четвертая — 65 дней. В норме средняя продолжительность беременности у собак по одним авторам 60, предел колебаний 56—65 дней (Иванов, Троицкий, 1955), по другим — средняя продолжительность — 62, предел колебаний 59—65 дней (Азимов и др., 1954).

В отличие от Норки Травка оказалась неспособной к осуществлению нормального полового акта и «родительского» рефлекса. Первая течка продолжалась у нее 21 день, вязка не состоялась, вторая течка длилась 15 дней, вязка была насильственно произведена на 12-й день. В том и в другом случае внешние признаки полового возбуждения у Травки отсутствовали. Продолжительность течки не выходила далеко за пределы нормы.

Кама, несмотря на наличие полового возбуждения во время течки, также не смогла осуществить половой акт. Обращает на себя внимание позднее наступление первой течки у этой самки. В норме собаки достигают половой зрелости к концу первого года жизни. Первая течка у Камы наступила более чем через 2 года.

При сопоставлении результатов наблюдений, проведенных над тремя самками, заслуживает внимания тот факт, что функция размножения охраняется у собаки (Норка), осуществлявшей до выключения дистантных рецепторов половой акт и приносившей потомство. У собак, подвергшихся операции (выключения рецепторов) в девственном состоянии (Травка, Кама), функция размножения нарушается. Таким образом, можно полагать, что способность к осуществлению полового и «родительского» рефлексов у самок, лишенных периферических концов дистантных анализаторов, находится в зависимости от прошлого жизненного опыта животных.

Половой рефлекс, как и всякий более или менее сложный рефлекторный акт, включает в себя, помимо безусловных, врожденных, еще и приобретенные условнорефлекторные компоненты. У животного, однажды осуществившего половой рефлекс, раздражения с кожного, мышечного, зрительного, обонятельного и вкусового анализаторов связываются в порядке образования новой временной связи с безусловной половой реакцией. И теперь каждый из этих раздражителей в большей или меньшей степени участвует в воспроизведении полового рефлекса, разумеется, при наличии половой доминанты, обусловленной гормональными факторами.

Г. П. Зеленый (1949), наблюдавший течку у собак, лишенных центральных концов анализаторов путем экстирпации коры обоих полушарий, отмечал более значительное половое возбуждение у самки, осуществлявшей до операции половой акт, по сравнению с девственной самкой. Первую самку ему даже удалось случить с нормальным самцом.

Подобную же зависимость мы отметили и в отношении половых рефлексов у самцов, лишенных зрения и обоняния. У одного из них наблюдались признаки libido при столкновении с любой собакой, самкой или самцом безразлично, у другого они отсутствовали. Первый до операции обладал высокой половой возбудимостью и не раз производил coitus, второй — с 6-месячного возраста воспитывался в виварии Института ни разу для случки не использовался.

Невозможность воспринимать зрительные, звуковые и запаховые раздражители у наших собак в значительной степени лишает половой и «родительский» рефлекс не только натуральных, условных, но и без-

условных раздражителей, мешая им проявиться в полном объеме. Это обуславливает, по-видимому, отсутствие у Травки «материнского» рефлекса.

Нарушение функции размножения у животных, лишенных периферических концов дистантных анализаторов, помимо чисто кортикальных факторов, может быть также обусловлено недостаточностью в деятельности желез внутренней секреции и в первую очередь половых.

Выводы

1. Самка, совершавшая в своей жизни половой акт и затем постепенно лишенная периферических концов дистантных анализаторов, способна к осуществлению нормального полового акта, воспроизведению и воспитанию здорового потомства.

2. Самка, постепенно лишенная периферических концов дистантных анализаторов в девственном состоянии, не способна к осуществлению нормального полового акта и воспитанию потомства.

3. У самки, подвергшейся одновременному выключению периферических концов дистантных анализаторов до наступления половой зрелости, первая течка появляется значительно позже, чем у нормальных животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С., Физиол. журн. СССР, т. XXI, в. 5 и 6, 1936.
 Азимов Г. И., Д. Я. Криницин, Н. Ф. Попов. Физиология сельскохозяйственных животных. Изд. «Советская наука», М., 1954.
 Айрапетьянц Э. Ш., Докл. на XX Междунар. конгр. физиологов в Брюсселе, Изд. АН СССР, М., 1956.
 Беленков Н. Ю., Журн. высш. нервн. деят., т. VII, в. 2, 1957.
 Галкин В. С., Арх. биол. наук, т. XXXIII, в. 1—2, 1933.
 Зеленый Г. П., Физиол. журн. СССР, т. XXXV, № 5, 1949.
 Иванов С. В., И. А. Троицкий. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных. 2-е перераб. изд. Сельхозгиз, М., 1955.
 (Лебединская С. И. и И. С. Розенталь) S. I. Lebedinskai
 a. J. S. Rosenthal, Brain, v. LVIII, part 3, 1935.
 Лобанова Л. В., Докл. Акад. наук СССР, т. XCVI, № 5, 1954а.
 Лобанова Л. В., Докл. Акад. наук СССР, т. XCVII, № 2, 1954б.
 Лобанова Л. В., Докл. Акад. наук СССР, т. 108, № 2, 1956а.
 Лобанова Л. В., Докл. Акад. наук СССР, т. 109, № 2, 1956б.
 Лобанова Л. В., Научн. сообщ. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР в. 1, 1959.
 Brooks McCuskey C., Физиол. журн. СССР, т. XXI, в. 5—6, 1936.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

БИОЛОГИЯ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

М. Е. ЛОБАШЕВ

(Лаборатория физиологии низших животных. Заведующий — М. Е. Лобашев)

Изучение высшей нервной деятельности животных в филогенетическом ряду представляет общеизвестный интерес, однако выяснение исторических факторов, определяющих направление ее эволюции, является, пожалуй, главной задачей эволюционной физиологии. Без анализа этих факторов вряд ли возможно познание самого процесса. Главнейшими разделами этой проблемы являются: изучение факторов эволюции высшей нервной деятельности, выяснение конкретных механизмов приспособления в индивидуальном развитии, возникших в процессе эволюции, и установление нервной координации животного организма как механизма, осуществляющего приспособительные реакции.

Еще Ламарк и Дарвин обратили внимание на то, что поведение животных является чрезвычайно важным фактором самой эволюции. Для этого достаточно напомнить роль распределения во времени суточной и сезонной пищевой, половой и охранительной деятельности животных как фактора изоляции в процессе дивергенции видов, значение поведения в процессе полового подбора и т. д. Приспособительные свойства вида и индивидуума оцениваются процессом отбора прежде всего по способности их к адекватным реакциям поведения при изменяющихся обстоятельствах.

Изменение поведения животного оказывается «первой примеркой» к условиям существования. Но целесообразная реакция поведения возможна при достаточном соответствии всех механизмов приспособления. Поэтому нам представляется, что рассмотрение эволюции условного рефлекса необходимо вести с точки зрения его приспособительного значения для данного вида животных, ибо развитие его и усложнение или вторичное упрощение рефлекторной дуги может зависеть от системы всех адаптационных механизмов.

Согласно рефлекторной теории И. П. Павлова, условный рефлекс рассматривается как средство приспособления в биологии вида. Это оправдано, но является лишь одной стороной проблемы эволюции приспособления животных, ибо сам условный рефлекс — не только средство, но и следствие прогрессивной эволюции. В биологию животного входят все средства его приспособления в индивидуальном развитии, накопленные историей данного вида. Анализ динамики высшей нервной деятельности в зависимости от биологии вида показывает, что сам условный рефлекс действительно приобретает ту или иную характерную окраску в зависимости от биологической специализации вида.

Каждый класс животных, обладающих нервной системой, как среди позвоночных, так и беспозвоночных, владеет условным рефлексом как принципом приспособления, но проявление его ограничивается в зависимости от безусловных рефлексов, приобретенных в процессе эволюции вида. Ослабление одного из свойств высшей нервной деятельности или общей ее роли в жизни вида в процессе эволюции замещается другими приспособительными механизмами. Если в мире беспозвоночных роль инстинктивных, врожденных актов значительно преобладает над приобретенными, то эта «недостача» компенсировалась отбором за счет быстрых смен поколений, массовости воспроизведения потомства, узкой специализацией к ограниченным условиям жизни. Каждый класс животных завоевал свою сферу обитания первоначально на уровне предка, а затем развивался, совершенствовался в соответствии с конкретной средой обитания.

При наличии даже резких морфологических и анатомических различий каждого класса его адаптационные функциональные свойства нервной системы достаточно совершенны и отвечают его биологии. Пчела, относящаяся к другому филогенетическому ряду, чем позвоночные, обладает всеми основными закономерностями высшей нервной деятельности, известными для позвоночных животных. Это является достаточным доказательством того, что адаптационные механизмы оказываются сходными, параллельно и независимо развившимися в процессе эволюции. Вероятно, это могло возникнуть при наличии общей причинности и общих факторов эволюции. Поэтому представляется, что производить сравнение свойств высшей нервной деятельности у разных классов и видов животных унифицированной методикой условного рефлекса, без оценки его роли в системе приспособления данного вида, крайне затруднительно. Для анализа эволюции высшей нервной деятельности представляется важным изучать ее внутри класса, внутри рода, вида и мелких таксономических единиц на уровне филогенетической дивергенции, в неразрывной связи с факторами эволюции. Надо заметить, что на эту сторону первым обратил серьезное внимание Д. А. Бирюков (1955). Он совершенно правильно поставил вопрос о необходимости изучения условных рефлексов в связи с биологией вида и безусловными рефлексам.

В этом же направлении вели исследования и мы с коллективом сотрудников на протяжении последних десяти лет. Очевидно, что биологическая специализация свойств высшей нервной деятельности осуществляется через сложную канву связей условных и безусловных рефлексов. Связь условных и безусловных рефлексов оказывается динамичной как в онтогенезе, так и во времени суток и сезонов года.

Действительно, условный рефлекс как механизм приспособления выступает значительно позднее в онтогенезе, чем безусловный рефлекс. Он является средством приспособления позднего онтогенеза. Безусловный рефлекс является более общим механизмом сохранения вида. Такое деление несколько не умаляет значения условных рефлексов в филогенезе, но ставит их в ранжир эволюционных адаптационных приобретений животных.

Биологическая специализация безусловных и условных рефлексов оказывается бесконечно разнообразной и является отражением исторических взаимоотношений организма и внешней среды. В настоящее время еще нельзя понять этих сложных взаимоотношений, но одно явление вырисовывается с наибольшей отчетливостью. Условный рефлекс не

является единственным механизмом приспособления животных в онтогенезе.

Приспособление организма в индивидуальном развитии осуществляется по крайней мере двумя основными путями: через адаптацию к действию безусловного раздражителя (безусловная адаптация) и путем образования условного рефлекса (условнорефлекторная адаптация). На ранних стадиях онтогенеза, когда рефлекторная дуга анализаторов не созрела, приспособление организма осуществляется с помощью безусловной адаптации к непосредственному действию раздражителя. Эта категория включает в себя: функциональную, субстациональную (структурную) и биохимическую адаптацию. Она является универсальной как для животных, так и для растений. Но у животных эти адаптационные процессы, вероятно, значительно усложнены благодаря наличию нервной координации, т. е. системности.

Условнорефлекторная адаптация осуществляется с развитием координации деятельности организма через первую систему. Она специфична только для животных, имеющих развитую анализаторную деятельность.

Можно предполагать, что эволюция механизма условного рефлекса возникла в связи с фазой активного перемещения животного в пространстве. На покоящихся стадиях, например куколки, личиночных стадиях онтогенеза, условный рефлекс как механизм приспособления не играет существенной роли. Его роль в процессе приспособления начинается с момента освоения животным пространства.

Очередность проявления двух механизмов адаптации можно наблюдать и при выработке условного рефлекса: сначала происходит адаптация к безусловному действию раздражителя, а затем вступает механизм условнорефлекторного приспособления.

Так, в наших опытах с В. Б. Савватеевым и В. Г. Маршиным у рыб (линь) вырабатывался оборонительный условный дыхательный рефлекс на повышение температуры. Регистрировалось на кимографе движение жаберной крышки и температурный порог, при котором происходит остановка движения жаберной крышки. Кратковременное повышение температуры служило безусловным раздражителем, а свет электрической лампочки — условным.

При первых 2—3 сочетаниях температурный порог равнялся 23°. Затем по мере увеличения числа сочетаний этот порог повышался и достигал 31—32°, т. е. наступила адаптация к безусловному действию температуры. По мере того как укреплялась временная связь, действие условного сигнала стало опережать влияние безусловного раздражителя и остановка движения жаберной крышки происходила по условному раздражителю при температуре 14—17° (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Изменение температурного порога (в градусах) в процессе выработки дыхательного условного рефлекса

Объекты	Номера сочетаний раздражителей												
	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25
Линь № 1 . . .	23	23	24	25	26	26	28	31	32	31	15	10	10
Линь № 2 . . .	22	22	24	26	26	28	29	31	31	16	17	14.5	10

Условный раздражитель, как определил И. П. Павлов, есть предвестник наступающих событий во внешней среде. До замыкания временной связи действует безусловный адаптационный механизм, а затем — условнорефлекторный. Но очевидно, что и условный раздражитель на первых этапах выработки условного рефлекса способен вызывать безусловную адаптацию периферического рецептора. Поэтому процесс безусловного адаптационного механизма ограничивает проявление «закона силы», так как наступление адаптации к агенту может снижать силу вызываемого им возбуждения, отчего формирование двух очагов возбуждения и связь между ними будет замедляться. А это потребует для укрепления условного рефлекса большее число сочетаний. Весьма возможно, что разница в числе сочетаний, необходимых для проявления и укрепления условного рефлекса, объясняется не только скоростью процесса концентрации очагов возбуждения, но и изменчивостью наступления адаптации в рецепторах, воспринимающих влияния условных и безусловных раздражителей.

Возможен и другой случай, когда к одному и тому же условному раздражителю у разных животных имеется врожденная неодинаковая степень приспособления. Так, например, в опытах Р. Ю. Касимова (1958) пищевой условный рефлекс вырабатывался у двух видов осетровых рыб сначала на освещенность в 40 люкс. При этом регистрировался подход рыбы с одного участка аквариума к другому — месту условного раздражителя и подкрепления. Эти рыбы были выращены с личиночного возраста до 11 мес. в лабораторных условиях. Оказалось, что на освещенность 40 люкс у осетра условные рефлексы довольно быстро появились и укрепились. В табл. 2 цифры выражают крайние колебания скорости появления и укрепления рефлексов. У стерляди же при тех же условиях опыта до 241 сочетания не удавалось укрепить условный рефлекс. Только после того как снизили силу условного раздражителя с 40 до 20 люкс, у нее быстро укрепился условный рефлекс.

ТАБЛИЦА 2

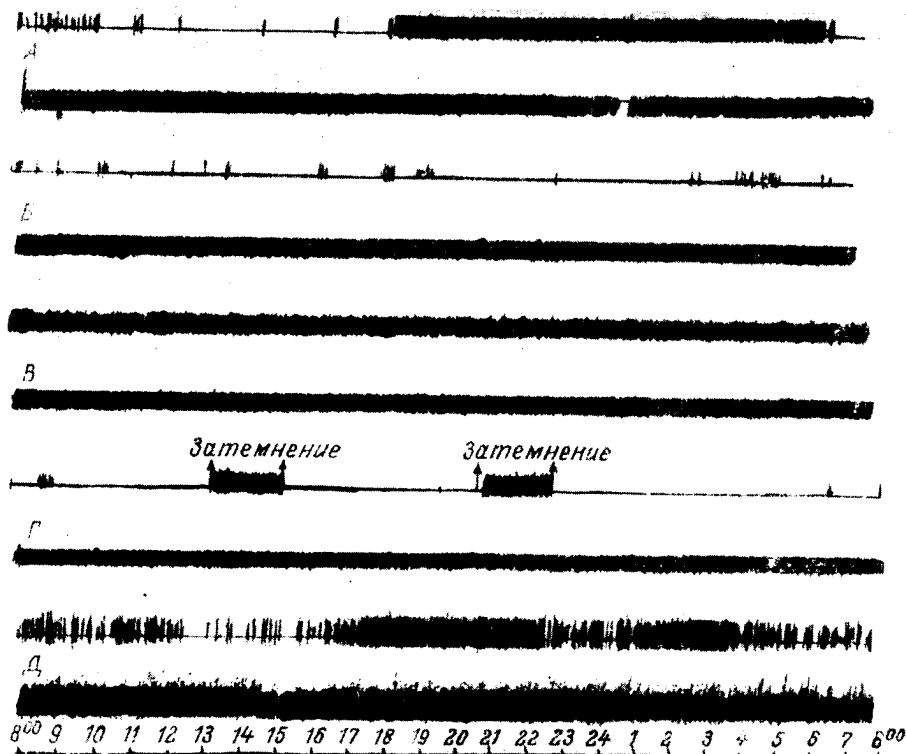
Скорость образования двигательного пищевого условного рефлекса у близких видов осетровых рыб
(По опытам Р. Ю. Касимова)

Вид рыбы	Сила условного раздражителя (в люксах)	Количество сочетаний	
		до понижения условного рефлекса	до укрепления условного рефлекса
Осетр	40	12—22	40—54
	40	4—241	78*
Стерлядь	20	1—5	5—10

* Укрепился только у одной рыбы.

При изучении дыхательного компонента ориентировочного рефлекса на разную степень освещенности выяснилось, что у стерляди более высокая чувствительность к световому раздражителю, чем у осетра. Световой раздражитель (освещенность 40 люкс) вызывал у стерляди оборонительный рефлекс, поэтому затруднительно было у нее выработать двигательный пищевой условный рефлекс на вредящий раздражитель. Этот пример

лужит иллюстрацией того, что при оценке свойств условного рефлекса высшей нервной деятельности приходится учитывать врожденное знание избранного агента в качестве условного раздражителя. В природе осетр и стерлядь имеют различную экологию. Первая — мигрантная форма, вторая — туводная. При изучении суточной вертикальной миграции у стерляди и осетра оказалось, что последний круглосуточно дви-



Вертикальная миграция у стерляди в зависимости от светового режима.

А — при нормальном суточном ритме освещения; Б — при круглосуточном освещении; В — при круглосуточном затемнении; Г — при круглосуточном освещении с кратковременным затемнением; Д — при удалении глаз у рыб в условиях нормального ритма. Верхняя запись — движения рыбы верхних слоев аквариума, нижняя — у дна аквариума. Внизу цифрами обозначены часы суток. Температура воды 15.°

жется в верхних и нижних слоях аквариума, независимо от освещения. Стерлядь же поднимается в верхние слои только ночью или при затемнении в дневные часы (см. рисунок). Один и тот же агент для разных видов и даже для разных стадий онтогенеза может иметь оптимальное и пессимальное значение. Границы последнего могут зависеть от наследственно закрепленной нормы адаптивных реакций. Мы не возражаем против понятия «адекватных» и «неадекватных» раздражителей, но считаем, что эти термины не раскрывают их биологического значения. Нам кажется, что они могут быть выражены количественно мерой вызываемого ими возбуждения, скоростью адаптации и физической характеристикой силы агента. Очень возможно, что адекватность раздражителя определяется скоростью онтогенетической и врожденной адаптации к нему.

Таким образом, условный рефлекс как средство приспособления как физиологический механизм обусловлен биологией вида. Без биологической оценки факторов внешней среды, на которые вырабатываются условные рефлексы, по последним трудно оценивать филогенетический уровень высшей нервной деятельности данной систематической или породной группы животных. Тем более наивно полагать, что один вид или одна порода по свойствам высшей нервной деятельности может быть типична для всего класса.

Динамика процессов возбуждения и торможения обусловлена огромным количеством факторов, анализ которых требует постановки специальных исследований. На основании литературных и собственных данных перечислю лишь некоторые из факторов, определяющих скорость образования положительного и отрицательного условных рефлексов.

1. Значение и состояние безусловного рефлекса, на базе которого вырабатывается условный рефлекс (пищевой, оборонительный и половой). Как правило, оборонительный условный рефлекс вырабатывается значительно скорее, чем пищевой. Половой условный рефлекс в оптимально-фазе полового цикла может вырабатываться значительно скорее пищевого.

2. Возраст животного и изменение данного безусловного рефлекса в онтогенезе; для пищевых секреторных и пищеводвигательных условных рефлексов период повышенного роста животного связан с высокой пищевой возбудимостью, что нарушает уравновешенность возбудительных и тормозных процессов.

3. Половой цикл и сезон года; уровень активности эндокринной системы.

4. Степень адаптации организма к безусловному и условному раздражителям; оптимальное и пессимальное действие раздражителя.

5. Значение анализатора, с которого вырабатывается условный рефлекс, в биологии животного; специализация анализаторов.

6. Биология животного: суточный ритм пищеводвигательной и половой активности, характер питания (хищное, всеядное, травоядное), стадный или одиночный образ жизни, и др.

7. Предшествующий образ жизни в онтогенезе; степень тренировки основных нервных процессов.

8. Наследственные типологические свойства высшей нервной деятельности, характерные для данного вида, породной группы.

9. Степень domestikации животного.

10. Породная специализация по продуктивности для домашних животных.

11. Физическая сила условного и безусловного раздражителей.

12. Прочность жизненного стереотипа; значение внешнего тормоза. Этот список известных биологических факторов, обуславливающих динамику условных рефлексов, можно значительно умножить. Их влияние изменяет индукционные отношения между нервными процессами в коре и подкорковых отделах нервной системы, изменяет межцентральные отношения и создает определенный тонус головного мозга.

Здесь нет необходимости касаться значения методических приемов, вскрывающих биологию условного рефлекса. В этом отношении можно сказать, что одновременно с изучением высшей нервной деятельности в сравнительно-эволюционном плане мы исследуем биологию данного вида или породной группы, в особенности динамику основных безусловных рефлексов.

В опытах В. В. Пономаренко (1958а, 1958б) изучались свойства высшей нервной деятельности у пяти пород кур (белый леггорн, первомай

ская, русская белая, белый плимутрок и австралорп). Определяя силу возбуждательного процесса по величине латентного периода осуществления условнорефлекторной реакции при пищевой двигательной методике, она нашла значительные межпородные различия. Интересно отметить, что эти различия были незначительными в норме, т. е. в оптимальных условиях испытания; создавая соответствующие трудности для первой деятельности, ей удалось выявить большие различия. В оптимальных условиях испытания и содержания кур наибольшая слабость возбуждательного и тормозного процессов оказалась у леггорнов и австралорпов, т. е. у пород, резко отличных по продуктивности (первая — яйценоская, вторая ближе к мясной), обмену веществ и потреблению корма за сутки в расчете на 1 кг живого веса, а также по ряду других безусловных рефлексов.

Испытания на силу возбуждательного процесса в тестах с нервной нагрузкой: при действии сильного постороннего раздражителя, увеличении физической силы положительного раздражителя, насыщении животного перед опытом — показали резкие межпородные различия, которые являются статистически достоверными (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Сравнительная характеристика условнорефлекторной деятельности у кур двух пород по величине рефлексов (в сек.)
(По опытам В. В. Пономаренко)

Тесты	Леггорн	Перномайская	Достоверность различия в %
В норме	23.3* \pm 0.67	15.3* \pm 1.3	—
При голодании	26.0 \pm 1.0	26.9 \pm 1.2	—
При действии сильного постороннего раздражителя	12.6 \pm 2.1	22.2 \pm 1.7	99.3
При увеличении физической силы раздражителя	12.2 \pm 3.7	22.2 \pm 2.3	97.1
При насыщении	16.5 \pm 0.7	20.0 \pm 0.5	99.9

* Здесь величины рефлексов имеют обратное значение: чем больше цифра, тем латентный период короче.

Та же самая картина имела место с характеристикой дифференцировочного торможения при голодании. Слабость торможения выявляется скорее и глубже при повышении пищевой возбудимости — голодания животного перед опытом. Различие в подвижности нервных процессов также выявляется при переделке положительного значения раздражителя в отрицательное. Переделка отрицательного значения раздражителя в положительное совершается значительно легче, так как эта задача является биологически адаптивной.

В специальных испытаниях характеристика высшей нервной деятельности кур разных пород оказывается настолько различной, что только среди пяти исследованных пород можно встретить представителей разных «филогенетических уровней». Если обследовать большее число пород, еще более отличающихся по безусловной характеристике, то, вероятно, разнообразие свойств высшей нервной деятельности оказалось бы еще более значительным. Изменчивость этих свойств касается не отрицания

тех или иных свойств основных нервных процессов: силы, уравновешенности и подвижности, а комбинации и степени их проявления. При анализе последних у разных пород кур и некоторых видов рыб оказывается, что они изменчивы так же, как и по любым другим морфологическим признакам и физиологическим свойствам. В этом легко можно убедиться из характеристики нервных процессов у разных пород кур, приведенной в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика пород кур по свойствам высшей нервной деятельности

Породы	Показатели нервных процессов
Первомайская	Сильные и уравновешенные нервные процессы; высокая подвижность.
Русская белая	Сильный возбудительный процесс; тормозный процесс несколько слабее; подвижность хорошая.
Плимутрок . . .	Сильные, неуравновешенные, с преобладанием возбуждательного процесса; подвижность хорошая.
Леггорн	Слабый возбудительный процесс, еще более слабый тормозный процесс (неуравновешенность); подвижность хорошая.
Австралори . .	Слабый возбудительный процесс, уравновешенный тормозным; подвижность низкая.

Типичная характеристика свойств высшей нервной деятельности у этих пород является, по-видимому, генетически обусловленной, так как они создавались путем скрещивания и отбора.

Если же обследовать индивидуальную изменчивость свойств высшей нервной деятельности каждой из пород, то можно встретить весь ряд комбинаций свойств нервной деятельности, характерный для разных пород. Каждая из вариаций этого ряда встречается с разной частотой. Распределение этих вариаций в ряду и является выражением породной характеристики.

В опытах Д. Н. Евгенова (1959) сравнивалась сила возбуждательного процесса у домашних и диких уток, определенного по длительности животного гипноза. Исследование показало, что размах изменчивости этого свойства у диких уток оказывается значительно меньше, чем у домашних. Вероятно, это объясняется разным коэффициентом отбора, нивелирующим индивидуальную изменчивость. У домашних животных возможно сохранение большего числа вариаций. Исследование свойств высшей нервной деятельности разных пород кур показало также, что узкоспециализированный отбор четче дифференцирует их по безусловным рефлексам, конституции и одновременно подчеркивает особенности свойств нервной деятельности. Примером этого являются породы белый леггорн и австралори.

Известно, что каждая порода вначале создается из небольшой группы особей. Иногда исходной формой будущей породы служит лишь одна особь. При этом в ряде поколений применяется близкородственное скрещивание (инбридинг). В таком случае возможна случайная комбинация свойств безусловных рефлексов со свойствами высшей нервной деятельности, поскольку лишь по первым ведется сознательный отбор производителей. Пока нет никаких оснований считать, что селекция пород велась сознательно по свойствам высшей нервной деятельности. Следовательно, типичные свойства последней, характерной для породы, могли возникнуть

либо в силу инбридинга (для леггорн и австралорп), либо имеется коррелятивная зависимость между безусловными рефлексами и определенными свойствами высшей нервной деятельности. Пока этот вопрос остается открытым.

Породы, недавно созданные или находящиеся в процессе селекции и более гетерогенные, общепользовательного направления, оказываются более сильными и уравновешенными по характеристике основных нервных процессов. У нас уже есть некоторые экспериментальные основания предполагать, что гетерозис гибридных форм в сильной степени обуславливает динамику нервных процессов. Возможно, что наследственная гетерогенность у новых пород кур (первомайская и русская белая) является одной из причин высоких показателей у них свойств высшей нервной деятельности. Более высокая наследственная гетерогенность может обуславливать улучшение свойств высшей нервной деятельности у вышеназванных новых пород. А так как гетерозис у гибридных форм проявляется прежде всего в изменении динамики безусловных рефлексов, то мы предполагаем, что биология условного рефлекса определяется генетически обусловленной динамикой безусловных рефлексов. Генетическая обусловленность изменчивости свойств высшей нервной деятельности оказывается также сложнейшим биологическим фактором.

Таким образом, условный рефлекс в своем проявлении и осуществлении находится в зависимости от факторов эволюции, предопределяющих биологию вида и его механизмы приспособления. Условный рефлекс как один из этих механизмов в зависимости от биологической специализации вида приобретает у каждого вида свое значение, место и время действия.

ЛИТЕРАТУРА

- Б и р ю к о в Д. А., сб. «Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности», Медгиз, Л., 1955.
 К а с и м о в Р. Ю., Изв. Акад. наук АзербССР, сер. биол. и сельскохоз. наук, № 1, 1958.
 П о н о м а р е н к о В. В., Докл. Акад. наук СССР, т. 118, № 3, 1958а.
 П о н о м а р е н к о В. В. Изучение свойств высшей нервной деятельности у кур разных пород. Автореф. дисс. Л., 1958б.
 Е в г е н о в Д. Н., Совещ. по экол. физиологии, Тез. докл., II, М.—Л., 1959.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ ИМ. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ДИНАМИКА ПИЩЕВЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ У ПТИЦ
В РАЗЛИЧНЫЕ ФАЗЫ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА**

Е. В. ЛУКИНА

(Лаборатория сравнительной физиологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Б. В. Павлов)

До настоящего времени в отечественной литературе почти не имеется работ, посвященных изучению условнорефлекторной деятельности птиц в период их размножения. А между тем такие исследования легко осуществимы в лабораторных условиях и ценность их для разработки проблемы взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных форм поведения животных совершенно очевидна.

Как известно, в период размножения у высоко организованных животных проявляется целый ряд сложных врожденных реакций, которые как бы захватывают весь организм, подчиняя себе до известной степени другие стороны его деятельности. Вместе с тем в этот важнейший для животного период жизни имеют существенное значение и индивидуально приобретаемые реакции — условные рефлексы, связанные не только с самозащитой и добычиванием пищи для себя, но также с защитой и выкармливанием потомства. Таким образом, период репродуктивного цикла является периодом наиболее многообразной и напряженной жизнедеятельности животного, когда организм вынужден максимально мобилизовать все возможности своей нервной системы к тончайшему «уравновешиванию» с окружающей средой. В связи с этим нам представлялось интересным проследить характер условнорефлекторной деятельности птиц в течение всего периода размножения, т. е. на фоне длительных, в основе своей безусловнорефлекторных реакций, в результате которых осуществляются последовательно сменяющие друг друга фазы репродуктивного цикла: спаривание, гнездостроение, откладка яиц, их насиживание и выкармливание птенцов. Для контроля изучалась условнорефлекторная деятельность у этих же птиц в период их полового покоя, т. е. до размножения и после него.

В качестве подопытного объекта нами была использована домашняя канарейка (*Serinus canaria* L.). Для этой птицы, более трехсот лет размножающейся в неволе, условия клеточного содержания сделались вполне адекватными условиями жизни. Поэтому для лабораторных экспериментов в интересующем нас направлении канарейка является очень удобным объектом.

Изменения в условнорефлекторной деятельности голубей в связи с явлениями спаривания, откладки яиц, насиживания и кормления птенцов изучались с помощью электрооборонительной методики Б. И. Баянду-ровым и М. П. Ганиным (1945). По данным этих авторов, спаривание, от-

ладка яиц и кормление птенцов сказывались отрицательно на условно-флекторной деятельности птиц, во многих случаях вызывая полное исчезновение условных рефлексов. Наши эксперименты на канарейках, проведенные в более адекватных условиях с применением пищевой методики, дали иные результаты.

Материал и методика работы

Размножение канареек в наших условиях протекает следующим образом. Весной слетку с готовой к размножению самкой выпускается самец, тоже находящийся в соответствующем физиологическом состоянии. Как только выяснится, что взаимоотношения между партнерами данной пары складываются нормально и обе птицы начинают проявлять свойственные им половые реакции, в клетку помещается искусственная гнездовая основа (веревочная чашка) и строительный материал: мох, сухая трава, вата. Обычно в тот же день самка приступает к гнездоброению, т. е. начинает носить в гнездовую чашку строительный материал, который укладывает и уминает в ней с характерными для всех воробьиных птиц врожденными повадками. Гнездоброение длится от двух до пяти дней, после чего начинается откладка яиц (4—5 штук), а затем насиживание их. Продолжительность эмбрионального развития у канареек равна 13 суткам. Птенцы остаются в гнезде до 18 суток. Все это время и еще несколько дней после выхода их из гнезда родители кормят птенцов отрывочкой из своего зоба.

Проведенная нами работа заключалась в следующем. Подопытная птица помещалась в вольер, на одной из стенок которого на высоте 30 см от пола находилась небольшая площадка с круглым отверстием посередине, а по обе стороны от нее — световые раздражители: электролампы в 15 или 25 вт. Перед площадкой — чуть выше ее — располагалась жердочка. На нее садилась птица, прежде чем прыгнуть на площадку, отверстием которой тотчас после прихода канарейки на жердочку появлялась кормушка, поворачиваемая под площадкой сжатием резиновой груши. Приход птицы на жердочку и площадку кормушки регистрировался на барабане кимографа помощью электрических контактов (общий вид установки см. на рис. 1).

В первые 4—5 дней птица осваивалась с вольером и приучалась есть из экспериментальной кормушки. После этого мы приступали к выработке пищевого условного рефлекса на свет одной из находившихся в вольере ламп. Производилось это следующим образом. Как только птица садилась на площадку и начинала есть из заранее данной кормушки, лампа включалась и горела все время, пока канарейка кормилась. После нескольких сочетаний света с актом еды (см. ниже) у птицы уже проявлялся четкий условный рефлекс на свет. После упрочения положительного условного рефлекса вырабатывалась дифференцировка. Тормозным сигналом служил свет лампочки, расположенной по другую сторону кормушки. Опыты с применением положительного раздражителя ставились обычно ежедневно. Интервалы между раздражениями равнялись 1—2 мин. Положительный условный сигнал в соответствии с принятой в лаборатории методикой применялся многократно до прекращения ответных действий. Опыт заканчивался после того как птица 4—5 раз подряд не приходила по сигналу на кормушку. Тормозной раздражитель испытывался периодически, в отдельные опытные дни. В каждом опыте учитывалось также количество межсигнальных реакций и велась наблюдение за общим поведением птицы. Пищевым подкреплением во время опыта служило белое канареечное семя (каждое подкрепление — зерно).

Как только у подопытных самок начали проявляться характерные признаки готовности к размножению, в экспериментальные вольеры были пущены самцы. Пищевой условный рефлекс на свет образовывался у самцов в порядке подражания. Птицы в этом постоянно жили в экспериментальных вольерах. Это обстоятельство, несомненно, благоприятствовало точности исследования, так как таким путем исключалась всякая возможность возникновения внешнего торможения, которое неизбежно возникает у птицы при перемещении ее на время опыта из одного помещения в другое.

В качестве показателей изменения высшей нервной деятельности канареек в различные фазы репродуктивного цикла служили: количество ответных реакций на пищевой условный сигнал при многократном применении его в опыте, состояние дифференцировки, латентный период условного рефлекса и изменения в общем поведении птиц.

Попутно мы изучали пищевую возбудимость канареек. Было установлено, что у них нет существенных колебаний пищевой возбудимости в разные сезоны года. Как

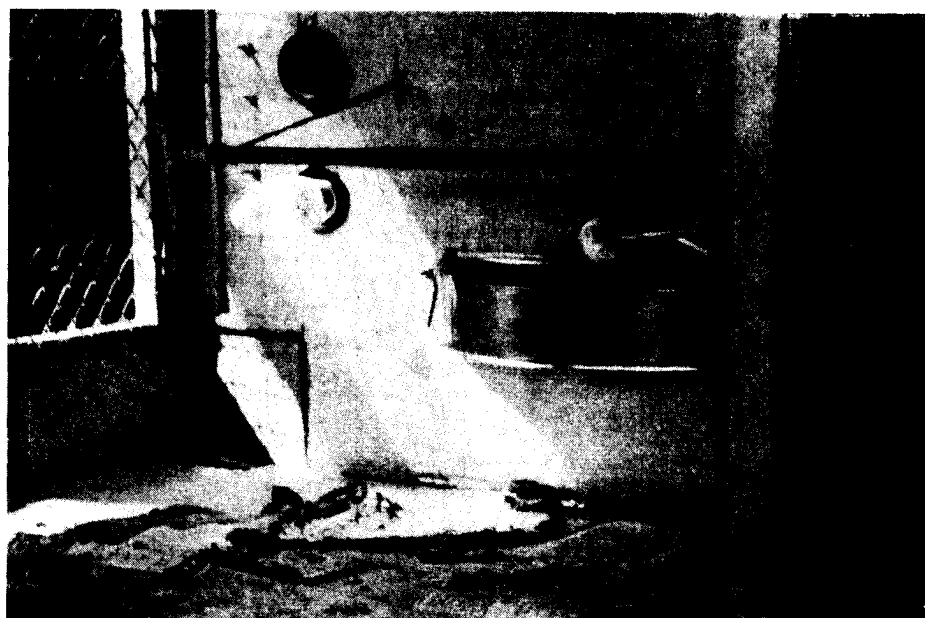


Рис. 1. Общий вид экспериментальной установки.

А — момент прилета канарейки на жердочку по сигналу; Б — момент поедания корма.

зимнее время, так и летом канарейка съедает в среднем одинаковое количество корма (от 2.8 до 4.2 г в сутки), хотя продолжительность ее дневной активности зимой вдвое меньше, чем весной и летом. Резкое повышение пищевой возбудимости наблюдалось только в период кормления птенцов.

Полученные результаты

Опыты проводились на четырех парах канареек. Все птицы, выведенные в нас в лаборатории, были в возрасте одного года. Для повышения пищевой возбудимости птицы перед началом опыта на два часа оставались без корма.

У всех подопытных канареек обнаружались индивидуальные различия как в скорости образования положительных и тормозных рефлексов, так и в количестве ответных реакций в опыте на условный пищевой раздражитель. У самок № 1 и № 8 положительный условный рефлекс на свет впервые появился на 5-м и 6-м сочетаниях, а упрочился после 10-го сочетания света с актом еды. У самок № 3 и № 4 положительный условный рефлекс появился на 10-м и 12-м, а упрочился на 16-м сочетании условного раздражителя с безусловным. Дифференцировка у самки № 3 образовалась после 3, у самки № 1 — после 5, у самки № 8 — после 7 и у самки № 4 — после 9 применений тормозного раздражителя.

В ответ на пищевой сигнал птица в начале опыта устремлялась к кормушке уже на 13-й секунде действия условного раздражителя. Но постепенно к концу опыта латентный период условного рефлекса увеличивался до 4—5, а в отдельных случаях до 10—15 сек. В среднем же у самок № 1 и № 8 латентный период в предгнездовую пору составлял 4 сек., у самок № 3 и № 4 — 5 сек. Среднее количество ответных реакций в опыте, после которого птица переставала реагировать на пищевой сигнал, у самки № 1 равнялось 10, у № 3 — 26, у № 4 — 37 и у № 8 — 31. У одних птиц количество ответных реакций колебалось сравнительно мало (7—12 у канарейки № 1, 22—40 у канарейки № 3); у других колебания были значительны (24—70 у самки № 4). Межсигнальные реакции у всех подопытных птиц имелись только в первые 5—6 опытов.

Период спаривания, гнездостроения и откладки яиц. Около середины апреля у всех подопытных самок повысилась общая двигательная активность, они стали собирать валявшиеся в клетке перышки, рвали бумагу, покрывавшую дно, и подолгу носили в клюве ее клочки. Иногда птица принимала особую позу, которую можно наблюдать у самок всех мелких воробьиных птиц, когда они, широко расставив лапки и приподняв хвост, присаживаются в облюбованной для гнезда развилине ветки.

Через пять дней после первого проявления этих рефлексов, связанных с половой тонизацией организма, ко всем подопытным самкам были пущены самцы: № 1, № 3, № 4 и № 8. У всех канареек в первые же минуты встречи проявилась характерная реакция на самок: бурное преследование с пением.

С этого дня опыты с самками мы стали проводить в присутствии самцов. По условному сигналу и самец, и самка прилетали на кормушку, но пищевое подкрепление обычно доставалось только самкам, так как канарейки уступали им и лишь смотрели, стоя рядом, как те едят (рис. 2).

В первые день-два после пуска самцов и дачи строительного материала канарейки в интервалах между действием условных раздражителей уже начинали собирать на полу вату. Взяв клочек, птица взлетала на ветку, и, наступив на вату лапкой, принималась тереть, пушить ее клювом.

Очередной подачей пищевого условного сигнала сначала можно было оборвать эту реакцию: птица бросала вату и, наскоро почистив клюв о ветку, летела на экспериментальную кормушку. Но по мере того как интенсивность гнездостроения нарастала, все чаще стало наблюдаться такое явление: как только появлялся условный сигнал, канарейка слетала на экспериментальную кормушку, продолжая держать вату. Не выпуская ее из клюва, птица тщетно старалась взять подкормку, но скоро оставляла эту попытку и вновь принималась теревить вату тут же на кормушке. Были и такие случаи, когда птица, теребившая вату на ветке, по сигналу стремительно спускалась на кормушку и продолжала здесь пушить вату, уже не делая попыток взять корм. Потом она летела к гнезду и начинала укладывать принесенный клочок, уминала его грудкой, делая при этом характерные движения крыльями, ногами и хвостом. Этот врожденный рефлекс формовки гнезда всякий раз полностью затормаживал пищевой условный рефлекс на свет лампочки. Во время формовки птицы никак не реагировали на условный сигнал, действие которого мы при этом удлиняли до 50—60 сек. сверх обычных 20. Повторная же подача сигнала в момент выхода самки из гнезда вновь вызывала обычный условный рефлекс, и птица прямо летела на кормушку. Полное торможение пищевого условного рефлекса наблюдалось также в моменты сокоупления.

По окончании гнездостроения у всех самок началась откладка яиц. В дни спаривания, гнездостроения и откладки яиц среднее количество ответных реакций в опыте не только не уменьшилось, но в некоторых случаях даже увеличивалось: с 10 до 33 у самки № 1 и с 37 до 54 у самки № 4. Средний латентный период уменьшился с 4 до 3.5 сек. у самки № 1 и с 5 до 4 у самки № 4. Межсигнальные реакции по-прежнему отсутствовали. Дифференцировка оставалась полной.

Период насиживания. В период насиживания яиц многократное применение условного сигнала не вызывало соответствующей условнорефлекторной реакции у сидящих в гнездах самок. Зато у самцов количество прилетов на кормушку по условному сигналу стало увеличиваться от опыта к опыту в связи с усилением рефлекса кормления насиживающих самок. Среднее количество ответных реакций в опыте достигло, например, у самца № 1 69, у самца № 4 56. В течение опыта они кормили самок по 7—10 раз. Таким образом, самки оставались все время сытыми и стимулом к выходу из гнезда для них являлась только необходимость дефекации или жажда. Выйдя из гнезда, птица испражнялась, а потом летела на водопойку. Лишь после этого она два-три раза прилетала по сигналу на экспериментальную кормушку, а затем опять садилась на яйца.

Когда самки сходили с гнезда, самцы обычно тотчас же садились вместо них на яйца и сидели так упорно, что самкам приходилось сгонять их.

Несколько раз во время опыта самцы принимались петь и на условный сигнал при этом не реагировали. подача сигнала в момент кормления самок также не вызывала прихода на кормушку.

Чтобы узнать, как будет вести себя в опыте насиживающая самка, если ее лишить забот самца, мы удалили кенара от самки № 4. В тех случаях, когда самка была вне гнезда, включение лампочки сразу вызывало приход птицы на кормушку. Если же самка сидела в гнезде, эта реакция осуществлялась только после 4—5 применений положительного условного сигнала. Иногда на 9—10-й, но чаще на 30—36-й секунде действия условного раздражителя канарейка слетала с гнезда на кормушку. После

этого она еще три-четыре раза быстро отвечала на сигнал (латентный период 1—2 сек.), а потом опять садилась на яйца, несмотря на то, что подача пищевых сигналов продолжалась. Вызвать новый приход на кормушку по сигналу удавалось лишь по истечении 45—60 мин. Дифференцировка в этих опытах также оставалась полной.

Период выкармливания птенцов. В день вылупления птенцов наблюдались новые своеобразные реакции птиц. Самка часто

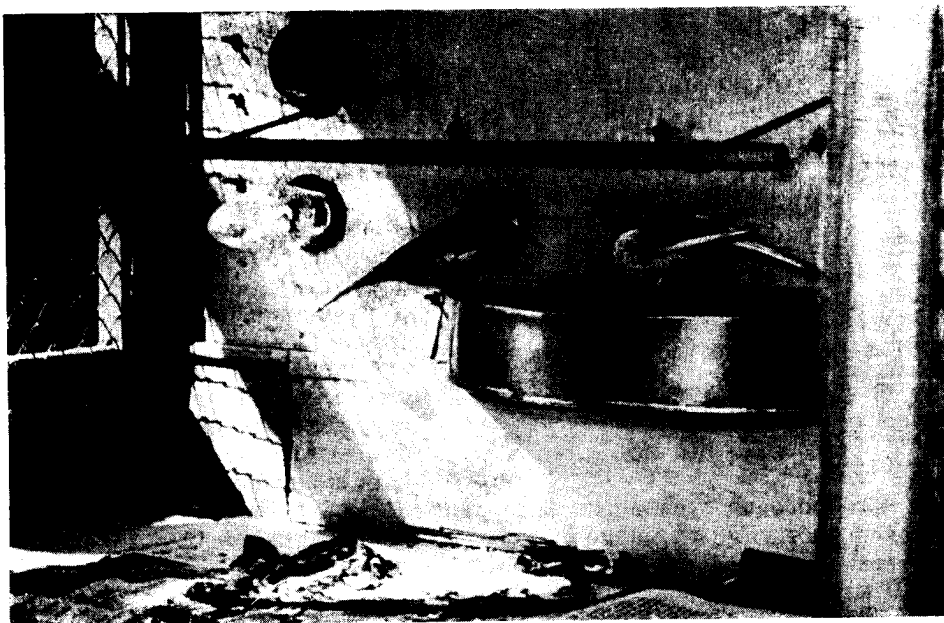


Рис. 2. Самец и самка на экспериментальной кормушке (самка ест).

привставала и заглядывала под себя в гнездо, трогала клювом птенцов и поедала обломки скорлупы. Самец в эти моменты тоже прилетал к гнезду и, подолгу оставаясь тут, смотрел на копошащихся птенцов. При этом он не реагировал на пищевой раздражитель, но как только самка вновь присаживалась на птенцов, самец мгновенно слетал по сигналу на кормушку. С этого времени количество ответных реакций самцов на условный пищевой раздражитель стало увеличиваться до 100—150—180 ответов в опыте. Соответственно возрастало количество кормлений им самки (до 20—40 раз в опыте). При этом часто наблюдалось такое явление. Самец прилетел кормить, а самка еще сыта и не берет от него пищу. Тогда самец пытается насильно разжать ей клюв и не уходит, пока она не возьмет у него отрыжку. Часть корма, полученного от самца, самка сразу же передавала птенцам.

В эти дни мы стали убирать корм из клетки только за 15—20 мин. до начала опыта, так как во избежание гибели птенцов от голода нельзя было оставлять родителей без пищи.

После вылупления птенцов самки стали чаще сходить с гнезда и количество их приходов по условному сигналу на экспериментальную кормуш-

ку начало увеличиваться, не достигая, однако, количества приходов самцов. Так, например, у самки № 1 количество ответных реакций на положительный условный раздражитель в опыте не превышало 35, тогда как самец в эти же дни отвечал в среднем на 120 применений условного сигнала.

При повторном гнездовании самцы были удалены из клеток на время кормления птенцов. После этого количество приходов самок по условному сигналу увеличилось в среднем с 30—35 (при самце) до 60—70 раз в опыте, достигая в отдельные дни 90—100 ответов. В этих условиях самки продолжали присаживаться время

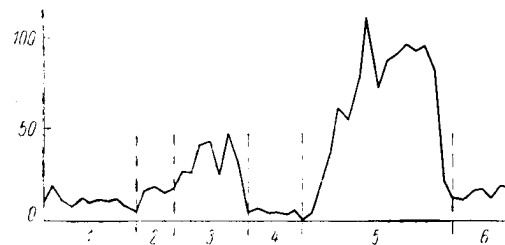


Рис. 3. Изменение пищевой условнорефлекторной деятельности канареек в различные периоды репродуктивного цикла.

По оси абсцисс — периоды полового цикла: 1 — предгнездовой период (половой покой), 2 — первые признаки гнездостроения, 3 — гнездостроение и откладка яиц, 4 — насиживание яиц, 5 — выкармливание птенцов, 6 — послегнездовой период (половой покой); по оси ординат — количество ответов за один опыт.

от времени на птенцов, переставая в это время реагировать на условные сигналы. Характерно, что в этом периоде у них опять появились в незначительном количестве межсигнальные реакции (в среднем по 3 в опыте), латентный период сократился до 1—1.7 сек. и наблюдались единичные случаи растормаживания дифференцировок.

После того как птенцы сошли с гнезда и начали понемногу подкармливаться самостоятельно, у всех подопытных птиц количество ответных реак-

ций на пищевой условный раздражитель все больше сокращалось и наконец достигло примерно такого же уровня, какой был характерен для этих канареек до начала размножения.

Изменение пищевой условнорефлекторной деятельности у канареек представлено на рис. 3.

Аналогичная закономерность динамики пищевой условнорефлекторной деятельности у канареек наблюдалась и в серии опытов с применением сложного стереотипа раздражителей, состоящего из шести световых и звуковых раздражителей, из которых два были тормозными (опыты В. И. Сафьянц). В период полового покоя самка-канарейка адекватно реагировала на первые 10—12 раздражителей. В период насиживания яиц число ответов на положительные раздражители сокращалось до 2—3 (в условиях часового опыта), а в период кормления птенцов (без самца) возрастало до 105—120.

Выводы

1. В период спаривания, откладки яиц, насиживания и выкармливания птенцов условнорефлекторная деятельность канареек характеризуется специфическими особенностями, обусловленными физиологическим состоянием особей в этот период их жизни.

2. Динамика пищевого условного рефлекса у канареек соответствует изменениям биологической ситуации, в результате чего в разные фазы репродуктивного цикла максимальное количество ответных реакций на условные сигналы в опыте очень различно. При переходе от полового покоя к гнездостроительной деятельности и откладке яиц количество ответных реакций на условные раздражители несколько возрастает, а с переходом к насиживанию яиц резко падает. Наибольшее количество ответ-

ных реакций на условные сигналы в опыте как у самцов, так и у самок наблюдается в период выкармливания потомства.

3. В начальном периоде активирования некоторые компоненты гнезδο-строительной деятельности (в частности, специфическая реакция самки на строительный материал) могут частично затормаживаться под влиянием пищевого условного раздражителя. Позднее с усилением гнезδο-строительной активности, наблюдается своеобразная «борьба» безусловного рефлекса на строительный материал и пищевого рефлекса, вызванного условным сигналом. Другие компоненты гнезδο-строительной реакции — укладка строительного материала и формовка гнезда — всегда затормаживают пищевой условный рефлекс. В моменты совокупления, пения самца и кормления птенцов также не наблюдалось ответных реакций на пищевой условный раздражитель.

4. Многократное применение положительного условного раздражителя — до 3000—4000 сочетаний условного сигнала с безусловным подкреплением — ни у одной подопытной птицы не вызывало никаких нарушений высшей нервной деятельности. Не наблюдалось также тенденции к так называемому угашению с подкреплением.

ЛИТЕРАТУРА

Б а я н д у р о в Б. И. и М. П. Г а н и н, Сб. трудов Кафедры норм. физиол. Томск. гос. медич. инст., т. 5, 1945.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ОБРАЗОВАНИЕ ДВИГАТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ
У ЧЕЛОВЕКООБРАЗНЫХ ОБЕЗЬЯН (ШИМПАНЗЕ) НА РЕЧЕВЫЕ
ЗВУКОКОМПЛЕКСЫ**

Ф. И. МАЙОРОВ и Л. А. ФИРСОВ

(Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Ф. И. Майоров)

Раздражения внешней среды, действующие на нервную систему шимпанзе, как и других животных, всегда более или менее сложны. Только в строго специальной постановке эксперимента возможно добиться воздействия на животное односторонним, элементарным стимулом. Вместе с тем наши познания о полноте восприятия комплексных звуковых раздражений этим видом обезьян еще чрезвычайно скромны. Те звуковые комплексы, которыми в обычной лабораторной обстановке воздействуют на обезьян, сопровождаются другими компонентами (зрительным и др.); это не дает возможности сделать заключение о физиологической значимости только звукового раздражения.

Мы предприняли настоящую работу с учетом несомненно ценных высказываний о направленном воздействии раздражителя на нервную систему животного в зависимости от роли отдельного анализатора, экологических особенностей обитания животного и зрелости взаимоотношений между отдельными анализаторами (Вацуро, 1948; Кольцова, 1949; Бирюков, 1955, и др.). Они затрагивают трудную, но несомненно плодотворную проблему физиологического эксперимента применительно к биологическим особенностям изучаемого объекта. Предлагаемое исследование — лишь попытка физиологического анализа некоторых особенностей работы больших полушарий шимпанзе. Продолжение исследований в этом направлении несомненно даст новые материалы, затрагивающие вопросы об особенностях поведения человекообразных обезьян.

Методика

У двух шимпанзе (Лада — 5 лет и Нева — 4½ года) вырабатывались двигательные условные рефлексы на двучленные речевые звукокомплексы, в которых первый компонент был одинаковым, а второй — варьировал. В зависимости от второго компонента раздражителя определялась «форма» условнорефлекторного движения. Условные раздражители (фразы), произносимые экспериментатором, и ответные двигательные реакции были следующие: «покажи ногу» — обезьяна одной или двумя руками обхватывала собственную стопу; «покажи ротик» — обезьяна открывала рот и клала туда руку; «покажи носик» и «покажи ушко» — первая команда давалась Ладе, вторая — Нева. В этом случае обезьяны должны были прикоснуться рукой к соответствующим частям лица экспериментатора.

Образованию определенных «форм» двигательной условной реакции на соответствующий звукокомплекс предшествовало применение пассивных движений, производимых на животном самим экспериментатором. Так, например, при образовании двигательного условного рефлекса на звукокомплекс «покажи ротик» экспериментатор один раз произносил эту фразу, не производя никаких действий, затем прикасался рукой обезьяны к ее рту и, сохраняя форму этого пассивного движения, давал пищевое подкрепление на фоне третьего повторения фразы. В опыте давалось не более 5 раздражений. За условный рефлекс считалось то необходимое движение, которое обезьяна осуществляла на соответствующий комплексный раздражитель. Во время опыта обезьяна находилась на столе перед экспериментатором. Последний четко произносил трижды фразу-раздражитель, что длилось приблизительно 10 сек., и давал пищевое подкрепление.

Экспериментальный материал

Нас интересовала прежде всего возможность образования двигательных условных рефлексов у шимпанзе на речевые звукокомплексы. Против ожидания скорость образования этих связей оказалась незначительной у обеих обезьян. Так, у Лады условная реакция на звукокомплекс «покажи ногу» проявилась на 109-м раздражении и упрочилась на 214-м, а у Невы соответственно — на 115-м и 268-м. До первого проявления необходимой условной реакции обезьяны в ответ на раздражение не просто сидели, а протягивали экспериментатору одну или обе руки или упорно подавали одновременно руку и ногу, без соединения их вместе.

Между первым проявлением условной двигательной реакции и ее упрочением имеется значительный разрыв, когда условная реакция то проявляется, то исчезает; в последнем случае обезьяна начинает вновь подавать одну из конечностей. Надо отметить, что с момента упрочения первой двигательной реакции она в дальнейшем проявлялась с большим постоянством и мало зависела даже от уровня пищевой возбудимости. Случаи, когда вслед за двигательной условной реакцией животные пищи не брали, наблюдались неоднократно, в особенности у Невы. На четкость проявления условного рефлекса не повлиял даже перерыв в экспериментальной работе на 45 дней.

Образование второй двигательной условной реакции на звукокомплекс «покажи ротик» шло несколько успешнее, но в самой тесной связи с уже имевшимся условным рефлексом. Коротко характеризуя это взаимоотношение, можно указать на следующее. На фоне хорошо упроченной условной реакции на звукокомплекс «покажи ногу» (около 350—400 сочетаний) второе раздражение «покажи ротик» длительно вызывало показ ноги, несмотря на то, что экспериментатор каждый раз пассивно создавал нужную «форму» движений и подкреплял ее пищей. Едва намечилось условное движение на второе раздражение, как стал страдать в своей точности первый условный рефлекс. Теперь на раздражение «покажи ногу» проявлялись своеобразные комбинированные движения; например, обезьяна обхватывала руками ногу и тащила ее в рот или прикасалась к разным частям головы. Упрочение второй условной двигательной реакции на раздражение «покажи ротик» совпало с затормаживанием первой. Движение показывания рта стало явно доминировать, оно вызывалось обоими звукокомплексами. Через значительный промежуток времени (за которое раздражение «покажи ногу» было дано 510 раз, раздражение «покажи ротик» — 150) наступило нестойкое, а затем и относительно стойкое специализирование двух двигательных реакций на комплексные раздражители. Мы подчеркиваем именно относительную дифференцированность этих звукокомплексов, так как периоды полного их различения перемежались опытами, в которых имелось полное торможение указанных дви-

жений либо преобладание одной из реакций. Так, например, повышение пищевой возбудимости вызывало у Лады явное доминирование двигательной реакции показа рта.

Для выяснения причины столь затрудненного дифференцирования двух упоминавшихся условных рефлексов был образован третий условный рефлекс на звукокомплекс «покажи носик» (Лада) и «покажи ушко» (Нева). Как и предыдущие, эта условная реакция вырабатывалась с помощью соответствующего пассивного движения. Вскоре после того как она достаточно упрочилась (100—103 сочетания), мы смогли убедиться, что дифференцирование ее от двух других рефлексов осуществлялось с большой точностью. Стоило, однако, в опыте применять только такие раздражители, как «покажи ротик» и «покажи ногу», и процент ошибочных реакций резко возрастал.

Можно было думать, что точное дифференцирование в первом случае и затрудненное во втором являются следствием неравнозначности условий эксперимента. Так, показывание рта или ноги на самом животном или части лица на экспериментаторе шло при неодинаковом функциональном включении зрительного и кинестетического анализаторов. С другой стороны, мимический компонент раздражителей «покажи ногу» и «покажи ротик» весьма сходен и мог доминировать над звуковым. Последнее обстоятельство заставило нас прибегнуть к экранированию лица экспериментатора во время опыта. Для этого на голову экспериментатора надевался двуслойный марлевый мешок, надежно скрывавший все лицо. Первое появление экспериментатора в таком виде вызвало у обезьян резчайшую пассивно-оборонительную, а затем агрессивную реакцию. Однако в этот же день, к вечеру, обезьяны уже играли мешком, стараясь натянуть его себе на голову. Спустя несколько дней, когда ориентировочно-исследовательская реакция обезьян на марлевый мешок значительно угасла, был поставлен первый опыт для выяснения роли мимического компонента речевого комплексного раздражителя. В опыте применялась пара раздражителей, которые до того вызывали совершенно точные условные рефлексы (см. протокол опыта).

Из второй части этого протокола видно, что закрывание лица экспериментатора далеко не безразлично для животного. На первое и последнее раздражения условного рефлекса не последовало вовсе, а на три других он проявился только вслед за неадекватной двигательной реакцией. Надо думать, что столь резкое затормаживание условных рефлексов, обнаруженное при первой пробе, обязано внешнему торможению в связи с ориентировочно-исследовательской реакцией. В последующих опытах проявились обратные отношения: как только опыт проходил при открытом лице экспериментатора, процент ошибочных двигательных реакций возрастал; стоило, однако, надеть на голову марлевый мешок и таким образом элиминировать значение мимического компонента, как количество правильных условнорефлекторных реакций приближалось к 100%.

Это обстоятельство натолкнуло нас на мысль использовать в качестве источника речевых раздражений магнитофон, на пленку которого был бы записан голос экспериментатора. Подобным приемом имелась возможность исключить из комплексного раздражителя его мимический компонент.

Ориентировочно-исследовательская реакция шимпанзе на такой аппарат, как магнитофон, практически неугасима. Несмотря на использование магнитофона в течение предшествующих нескольких лет для звукозаписи голосовых реакций обезьян, он всегда вызывал на себя весь комплекс той сложной «манипуляторной» деятельности, которая так свойст-

Дата

Опыт № 100

23 XII 1955

Время	Кодиче- ство со- четаний	Название раздражителя	Латент- ное время (в сек.)	Вид условной реакции	Пищевое подкреп- ление	Поведение в интервалах
8 ч. 30 м.	275	Покажи но- сик	10	Долго смотрит по сторонам, подхо- дит вяло, прика- сается рукой к носу эксперимен- татора.	+	Спокойно си- дит на сто- ле.
8 ч. 32 м.	711	Покажи ногу	10	Чешется, огляды- вается, обхваты- вает левую стопу обеими руками.	+	Играет на полу.
8 ч. 34 м.	712	» »	6	То же.	+	То же.
8 ч. 36 м.	276	Покажи но- сик	3	Подходит вяло, при- касается к носу эксперимента- тора.	+	То же.

Лицо экспериментатора закрывается марлевым мешком

8 ч. 48 м.	713	Покажи ногу	—	Кладет руку в рот (7 сек.), вяло поднимает левую ногу, протягивает ее эксперимента- тору.	+	Чешется, «хнычет» огляды- вается.
8 ч. 50 м.	714	Покажи ногу	5	Кладет руку в рот (2 сек.), затем правой рукой об- хватывает левую ногу.	+	Бегаёт по вольере, «хнычет».
8 ч. 52 м.	715	» »	4	Топчется, показы- вает рот (2 сек.), затем ногу.	—	То же.
8 ч. 54 м.	370	Покажи ро- тик	8	Обеими руками об- хватывает ногу (5 сек.), затем кладет руку в рот.	—	«Хнычет», си- дит на столе.
8 ч. 56 м.	277	Покажи но- сик	—	Топчется на столе, кладет руку в рот, обхватывает руками стопу, «хнычет», огля- дывается.	—	То же.

Примечание. 1) Речевой звукокомплекс произносился трижды. 2) Цифры в графе «Латентное время» даются курсивом в том случае, если двигательная реакция, адекватная раздражителю, выполнялась после неправильного ответа. 3) Знаком плюс или минус в графе «Пищевое подкрепление» обозначено, брала или не брала обезьяна пищевое подкрепление.

венна шимпанзе. Вместе с тем в присутствии экспериментатора вся эта исследовательская активность может быть легко заторможена.

На протяжении 10 опытов, когда указанные выше звуковые раздражения подавались с магнитофона, а экспериментатор сидел тут же, скрыв свое лицо за марлевым экраном, у обезьян не было замечено ни одной условной двигательной реакции. Лада и Нева при первых раздражениях смотрели вначале на аппарат, а затем — очень внимательно — на экспериментатора; последующие стимуляции не вызывали даже этой ориентировочной реакции: животное отворачивалось или начинало играть. Подобные же результаты были и в том случае, когда голосовые раздражения подавались другим человеком в присутствии экспериментатора. Очевидно, что источник раздражения, откуда поступает одна и та же команда, для шимпанзе далеко не безразличен.

На звуковое раздражение от магнитофона нам удалось образовать лишь двигательный условный рефлекс 2-го порядка. Для этого фраза, воспроизводимая магнитофоном, повторялась экспериментатором и давалась пищевое подкрепление. Несмотря на то, что в этих опытах раздражения шли в стереотипе, а условные рефлексы 1-го порядка были достаточно упрочены, скорость образования вторичных условных рефлексов нельзя назвать высокой. У Лады вторичный условный рефлекс на раздражение «покажи носик» упрочился на 102-м сочетании, а у Невы — на 122-м. Еще более длительно вырабатывались другие вторичные рефлексы. Необходимо отметить, что дифференцирование обезьянами вторичных условных рефлексов подчиняется тем же закономерностям, которые были описаны выше для условных рефлексов 1-го порядка.

Обсуждение результатов

Ежедневное наблюдение за поведением шимпанзе не оставляет никакого сомнения насчет весьма быстрого формирования у них достаточно сложных условнорефлекторных двигательных актов. Большей частью подкреплением такого рода замыканий служит ориентировочно-исследовательская, игровая деятельность или так называемый рефлекс свободы. Можно было бы не упоминать о том, насколько стремительно образуются у обезьян защитные условные рефлексы. Вместе с тем при разборе изложенного экспериментального материала нельзя не обратить внимания на медленность выработки двигательных условных рефлексов на речевые звукокомплексы при пищевом подкреплении.

Необходимо отметить, что с самого начала экспериментальной работы наши обезьяны не были вполне индифферентны к подававшимся условным раздражителям. Они воспроизводили некоторые акты, которые зафиксировались в течение их онтогенеза. И это понятно. В течение нескольких лет с помощью голосовых раздражений («принеси», «положи», «иди сюда», «уходи», «дай ногу», «дай руку», «вытрись», «садись ближе», «садись на стол», «идем купаться» и др.) персонал лаборатории буквально управлял поведением шимпанзе.

В нашем случае новая условная двигательная реакция на звукокомплекс «покажи ногу» упорно подавлялась подаванием руки или ноги или обеих конечностей одновременно. Лишь после угашения этих двигательных актов проявлялась необходимая форма условного рефлекса, соответствовавшая пассивному движению, которое сочеталось с определенным звуковым раздражением.

Подобное же взаимоотношение между упроченной условной реакцией возникающей мы наблюдали на обеих обезьянах при выработке второго словного рефлекса (на раздражение «покажи ротик»).

При анализе дифференцирования двигательных условных рефлексов шимпанзе необходимо считаться с тем, что форма условного движения может то больше, то меньше совпадать с тем кругом актов, которые наиболее типичны для пищевой реакции. По-видимому, с этим связано прямо-таки навязчивое воспроизведение показа рта, если испытание проводится на животном с высокой пищевой возбудимостью (после суточного голодания, новый вид пищи). Но даже в такой постановке опыта дифференцирование условных рефлексов проходит гораздо успешней, если одно из движений адресовано к самому животному (показ рта, ноги), а другое — во мне (показывание на экспериментаторе). Все это заставляет думать о том, что в различении этих двигательных актов принимает участие также кинестетический анализатор, значительная роль которого в поведении шимпанзе установлена экспериментально (Вацуро, 1948; Майоров и Фирсов, 1956, и др.).

В заключение мы остановимся на значении отдельных компонентов ложных раздражителей, примененных нами в этой работе. Дело в том, что в первом этапе исследования, кроме звуковой характеристики, они имели еще и зрительную. Из опыта № 100, проведенного на Ладе, видно, что маскирование лица вызвало у нее сильнейшее внешнее торможение, которое сказалось не только на условнорефлекторной деятельности, но и на безусловной пищевой реакции. Лада в конце концов перестала брать пищу, которую в первой половине опыта ела со свойственной ей жадностью.

Результаты оказались еще более отчетливыми, когда одни опыты ставились с экранированием лица, а другие — без него. В первом случае количество точных условных рефлексов значительно возрастало, что могло говорить о доминирующем значении мимического компонента над звуковым.

Нам кажется, что дифференцированное восприятие речевых звуковых комплексов (как пример сложного звучания) без участия мимического и интонационного компонентов является в какой-то степени доказательством высоты организации нервной системы антропоморфных обезьян; это качество позволяет им вступать в обширные связи с окружающим миром. Мы, естественно, далеки от приписывания этим комплексам значения, выходящего за пределы первой сигнальной системы, но точность, с которой они воспринимаются (судя по эффекту), всегда поражает.

Исходя из этой работы, нам хотелось бы только провести некоторую параллель применительно к высшей нервной деятельности человека. Словесная система является, прежде всего, средством связи между людьми и, следовательно, средством их мышления. В доисторические времена, когда первочеловек оперировал только звуковыми сигналами, степень подготовленности нервной системы к анализу и синтезу издаваемых звукокомпонентов имела, надо полагать, первостепенное значение. Каких бы качественных особенностей ни достигла высшая нервная деятельность человека, его слуховой анализатор в функциональном единстве с другими отделами больших полушарий должен прежде всего адекватно воспринимать падающие раздражения. Здесь мы, таким образом, касаемся проблемы, которая всецело относится к компетенции физиолога-экспериментатора. Надо думать, что становление второсигнальных нервных механизмов (в историческом и онтогенетическом аспектах) шло и идет

рука об руку с увеличивающейся способностью нервной системы человека к дифференцированию сложных звуковых раздражений.

Шимпанзе, по данным антропологии и палеонтологии, отделились от их общего корня с человеком в среднем миоцене (Sonntag, 1924). Несмотря на то, что они не являются прямыми предшественниками человека, их нервная система располагает достаточными возможностями к восприятию и дифференцированию весьма сложных звуко сочетаний. Видимо, в прямой связи с этим можно указать на наличие у шимпанзе сложной системы врожденных голосовых реакций.

Выводы

1. При образовании двигательных условных рефлексов у шимпанзе отмечено дифференцирование этими животными речевых звукокомплексов.

2. В обычных условиях опыта (когда обезьяна видит мимику говорящего) более сильным компонентом комплексного раздражителя является зрительный.

3. Двигательные условные рефлексы, образованные шимпанзе на весь зрительно-акустический комплекс при элиминировании мимического компонента, вызываются только звуковым раздражением.

4. Образование и дифференцирование вторичных условных рефлексов у шимпанзе идет по типу первичных.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Д. А., сб. «Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности», Медгиз, Л., 1955.
 Вацуро Э. Г. Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе). Изд. АМН СССР, М., 1948.
 Кольцова М. М., Тр. Физiol. инст. им. И. П. Павлова АН СССР, т. IV, 1949.
 Майоров Ф. П. и Л. А. Фирсов, Журн. вып. нервн. деят., т. VI, в. 1, 1956.
 Sonntag C. F. Morphology and evolution of the apes and man. London, 1924.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**О ТРЕНИРОВКЕ ПОДВИЖНОСТИ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ
У МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ**

И. А. НИКИТИНА

Лаборатория физиологии низших животных. Заведующий — М. Е. Лобашев)

Подвижность процессов возбуждения и торможения является одним из основных свойств высшей нервной деятельности животных. Наиболее общепринятым способом характеристики подвижности нервных процессов служит тест одновременной переделки положительного условного рефлекса в тормозной и тормозного в положительный. Это явление детально изучено на собаках. При этом было доказано, что в результате многократного переделывания одной пары условных рефлексов происходит тренировка подвижности нервных процессов, т. е. количество необходимых сочетаний для переделки сигнального значения условных раздражителей сокращается.

К настоящему времени накопился значительный материал, свидетельствующий о возможности тренировки подвижности нервных процессов у представителей различных классов позвоночных животных (рыбы, птицы, рептилии и т. д.) (Алексеева, Артемьев, Балакин и др., 1947; Викт. К. Федоров, 1951; Образцова, 1953; Понурова, 1953; Рокотова, 1953; Третьякова, 1953, и др.). Для беспозвоночных животных это явление до сих пор не установлено.

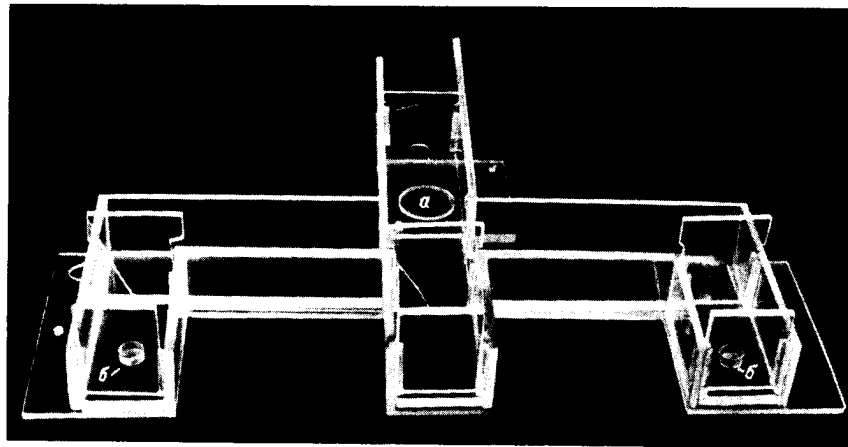
В настоящее время можно считать доказанным, что поведение насекомых, обладающих высоко развитой нервной системой, представляет взаимодействие условных и безусловных рефлексов.

В нашей лаборатории накоплен большой фактический материал, убеждающий в том, что основные закономерности условнорефлекторной деятельности насекомых являются сходными с таковыми для позвоночных животных (Воскресенская и Лопатина, 1952; Воскресенская, 1955; Лобашев, 1955). Исследованиями М. Е. Лобашева и И. А. Никитиной (1951), И. А. Никитиной (1953) в опытах на шелкопрядах была показана возможность образования условных связей, их угасания и переделки сигнального значения условных раздражителей даже на стадии гусеницы. В опытах на пчелах А. К. Воскресенской и Н. Г. Лопатиной (1952) было установлено, что у пчелы не только образуются новые и угасаются старые временные связи, но и вырабатываются тонкие дифференцировки на различные искусственные и естественные раздражители и осуществляются переделки сигнального значения условных раздражителей. Было показано, что при переключении прилетов пчел с одного нектароносного растения на другое могут быть использованы переделки условнорефлекторной реакции из пищевой в оборонительную и образование новой пищевой временной связи на другой медонос (Воскресенская и Лопатина, 1953).

В ходе дальнейшего изучения условнорефлекторной деятельности медоносной пчелы проф. М. Е. Лобашевым была поставлена перед нами задача: изучить процесс переделки условных связей на цвет и место пищевого подкрепления и выяснить возможность тренировки подвижности нервных процессов путем многократного переделывания сигнального значения условных раздражителей.

Методика

В данной работе были использованы индивидуально меченые пчелы. Улей с семьей кавказских пчел помещался в лаборатории. Леток посредством коридора длиной в 0.5 м соединялся с отверстием в окне, так что пчелы могли свободно вылетать на улицу. В боковой стенке коридора было сделано отверстие диаметром 5 см, к которому был приставлен лабиринт, изготовленный из органического стекла.



Лабиринт для выработки условного рефлекса у пчелы.

а — место условного раздражителя; б — место пищевого подкрепления.

В лабиринте место для условного раздражителя было фиксировано. Условный раздражитель — цветной круг диаметром 2.5 см — вставлялся в отверстие кассеты, служившей дном лабиринта, и помещался у входа в один общий коридор длиной 30 см (см. рисунок). Пчела, пройдя условный раздражитель, могла сделать либо правый, либо левый поворот. Путь от условного раздражителя до пищевого подкрепления равнялся 24 см. Чашечки из органического стекла диаметром в 1 см, наполненные сахарным сиропом, помещались в левой и правой частях коридора. На пути к месту подкрепления на расстоянии 19 см от условного раздражителя были установлены поднимающиеся заслонки, также из органического стекла. Пчела пропусклась к чашке с сиропом только в том случае, если она сделала правильный поворот от условного раздражителя.

Условными раздражителями были кружки синего и зеленого цвета одинакового диаметра. По условному сигналу — синий цвет — пчела должна была сделать правый поворот, на зеленый — левый.

Было поставлено 2 серии опытов. В первой серии опытов условные раздражители чередовались через раз. Во второй — условные раздражители чередовались произвольно. Условный рефлекс считался выработанным при наличии в опыте подряд 5 правильных ответов на условный сигнал. После выработки условного рефлекса, т. е. поворота пчелы, например по синему цвету вправо и влево — по зеленому, производилась двухсторонняя одновременная переделка обоих рефлексов. Теперь на синий цвет пчела должна была сделать левый поворот, а на зеленый — правый. Переделка пары рефлексов производилась многократно. При первой переделке раздражители приоб-

стали противоположное значение (первая прямая переделка), при второй переделке тех же рефлексов значение раздражителей становилось первоначальным (первая обратная переделка), при третьей переделке раздражители вновь приобретали противоположное значение (вторая прямая переделка) и т. д.

Число сочетаний, необходимое для переделывания сигнального значения условного раздражителя, служило показателем скорости осуществления переделки. Переделка считалась законченной, если пчела в опыте 5 раз подряд правильно реагировала на раздражителя.

В оценке полученных результатов сравнивались только одинаковые по значению переделки. Кроме того, в опыте регистрировались интервалы между сочетаниями. Приходами пчелы в лабиринт к условному раздражителю, время пролета от условного раздражителя к пищевому подкреплению и число неправильных ответов за это время.

Результаты опытов

В начале опыта пчела получала пищевое подкрепление в лабиринте без цветового сигнала. Когда пчела начала совершать правильные рейсы из центра в лабиринт с относительно одинаковым интервалом времени, был введен цветовой условный раздражитель. Теперь на пути к сиропу пчела встречала синий или зеленый круг. Новизна в обстановке лабиринта вызывала у пчелы ориентировочную реакцию. При прохождении по цветному кругу пчела подпрыгивала или останавливалась и вентилировала крыльями и только затем продолжала свой дальнейший путь по лабиринту к месту пищевого подкрепления.

При образовании временной связи в той постановке опытов, когда синий и зеленый сигналы чередовались через один, пчела № 8 впервые сделала правильный поворот по зеленому сигналу на 6-м сочетании. При последующих сочетаниях правильные ответы чередовались с неправильными. Пчела делала неправильный поворот от условного раздражителя и доходила до конца коридора лабиринта. Однако с 23-го сочетания условный раздражитель стал приобретать большее значение. Пчела, пройдя цветовой круг и сделав неправильный поворот, уже не доходила до конца лабиринта, а возвращалась к сигналу и затем правильно решала задачу. Иногда правильное решение задачи следовало после многих ошибок. Однако значение цветного сигнала укреплялось, и одновременно вырабатывался ритм поворотов. После 90 сочетаний при чередовании сигналов через один пчела дала подряд 10 правильных ответов. Как известно по исследованиям А. К. Воскресенской и Н. Г. Лопатиной (1952), условный рефлекс на цвет у медоносной пчелы образуется после 5—6 сочетаний. Но в опытах указанных авторов условный и безусловный раздражители пространственно не были разъединены. Чашечка с пищевым подкреплением помещалась на цветовом условном сигнале или на очень близком расстоянии от него.

Методика наших опытов была такова, что цветовой условный раздражитель был сигналом для проприоцептивной реакции пчелы. Пчела по одному сигналу — синему цвету — должна была сделать правый поворот, а по другому — зеленому — левый поворот. Вероятно, предложенная задача несколько осложнила выработку временной связи, поэтому для образования временной связи в наших опытах понадобилось большее число сочетаний.

После образования временной связи в контрольном испытании условный раздражитель был снят. Пчела, войдя в лабиринт, останавливалась на обычном месте расположения условного раздражителя, вентилировала крыльями, а затем продолжала свой путь по лабиринту. С каждым новым приходом в лабиринт пчела делала повороты в том направлении, которое

соответствовало бы чередованию сигналов, т. е. правильно чередовались правый и левый повороты. Примером этого может служить выписка из протокола опыта № 10.

Пчела № 8

Опыт № 10

7 VIII 1956

Порядковый номер сочетания	Условный раздражитель	Интервалы между очередными прилетами в лабиринт	Длительность реакции	Проприоцептивная реакция (поворот)	Примечание
97	Зеленый.	1 м. 30 с.	55 с.	Левый.	
98	Синий.	19 м. 40 с.	—	Правый.	
99	Зеленый.	25 м. 00 с.	—	Левый.	
100	Синий.	0 м. 10 с.	20 с.	Правый.	

Контрольные испытания

1	Нет.	9 м. 10 с.	2 м. 10 с.	Левый.	Пчела на месте расположения сигнала вентилирует.
2	»	14 м. 10 с.	3 м. 50 с.	Правый.	
3	»	24 м. 15 с.	1 м. 10 с.	Левый.	
4	»	29 м. 30 с.	1 м. 45 с.	Правый.	

В протоколе показано окончание выработки временной связи на цветочные сигналы и контрольное испытание (без постановки цветочных сигналов) на образование проприоцептивного рефлекса. Пчела № 8 на 97-м сочетании на условный сигнал — зеленый круг — сделала левый поворот. При следующем, 98-м сочетании (синий цвет), пчела, пройдя цветочный сигнал, сделала правый поворот. Следующим условным раздражителем был зеленый круг. На этот сигнал пчела сделала левый поворот. Правильные ответы на цветочные сигналы были получены и на последующее чередование раздражителей (99-е и 100-е сочетания). Время пробега пчелы от условного раздражителя до места пищевого подкрепления составляло 20—55 сек.

После 100-го сочетания было проведено контрольное испытание. При контрольном испытании условные раздражители, т. е. цветочные круги отсутствовали. Теперь пчела, войдя в лабиринт, на пути следования к пищевому подкреплению не встречала цветочного раздражителя. Однако пчела задерживалась на месте расположения сигнала, что увеличивало время латентного периода. Среднее время пробега от цветочного сигнала до кормушки составляло в среднем около 2 мин. Проприоцептивные реакции у пчелы проявлялись в том ритме, в каком чередовались условные сигналы. При первом контрольном испытании пчела, как и следовало ожидать, сделала левый поворот, при следующем, втором испытании пчела сделала правый поворот. Третье и четвертое контрольные испытания показали, что в процессе выработки условного рефлекса при предъявлении сигналов через один выработалось чередование поворотов в правый и левый лабиринты по месту.

Аналогичные результаты были получены и на других пчелах.

Эти опыты свидетельствуют о том, что при образовании условного пищевого двигательного рефлекса пчела одновременно образует временные связи в зрительном и мышечном анализаторах.

Во второй серии опытов было принято произвольное чередование условных раздражителей для того, чтобы усилить значение цветowych раздражителей и исключить образование условного рефлекса на место подкрепления. Один и тот же цветовой круг предлагался пчеле 1, 2 или 3 раза подряд. В последующих двух или трех сочетаниях выставлялся круг другого цвета, который был сигналом для другого поворота. После этого сигнал вновь менялся.

В этих опытах для образования временной связи на цвет понадобилось от 8 до 13 сочетаний. В процессе выработки временной связи наблюдались неправильные ответы на условный сигнал. Пчела, сделав первый неправильный поворот от условного раздражителя, пробегала по коридору к месту подкрепления, но подкрепления не получала. Она возвращалась к условному сигналу и вновь во второй раз делала неправильный поворот. Количество неправильных ответов в одном сочетании иногда достигало 10—12. Подкрепление пчела получала лишь в том случае, когда она делала правильный поворот. Когда условный рефлекс на место угасался, цветовой условный раздражитель приобретал сигнальное значение для соответствующего поворота; пчела, пройдя сигнал, делала правильный поворот, получала подкрепление. Для укрепления образованной временной связи количество сочетаний условного и безусловного раздражителей было увеличено. И по ходу укрепления временной связи было замечено, что число правильных ответов периодически меняется. Наблюдаемая нами смена правильных и неправильных ответов, вероятно, зависит от функционального состояния нервной системы пчелы в тот или иной период опытов. Волнообразный характер реакций мы наблюдали у всех 5 подопытных пчел.

После образования и укрепления временной связи была проведена 1-я прямая переделка. Теперь пчела должна была сделать по синему цвету левый поворот, а по зеленому — правый. При первом сочетании 1-й прямой переделки можно было наблюдать следовую реакцию со зрительного анализатора. У пчелы № 10 при образовании и упрочении временной связи в последнем, 105-м, сочетании условным раздражителем был зеленый цвет, по которому пчела должна была сделать левый поворот. При переделке следование условных раздражителей менялось. В начале прямой переделки в первом сочетании пчеле был предложен синий цвет, который теперь был сигналом также для левого поворота. Однако старая связь со зрительного анализатора оказалась прочной, и пчела, пройдя сигнал, сделала не левый, а правый поворот, соответственно прежнему сигнальному значению синего цвета, и подкрепления не получила. Она возвратилась к сигналу. На 5-й раз пчела ответила правильно, т. е. на синий цвет сделала левый поворот. В следующих сочетаниях пчела снова делала неправильные повороты и только после 31-го сочетания 5 раз подряд ответила правильно на цветové сигналы в их новом значении. После 5 правильных ответов по условиям опыта 1-я прямая переделка была закончена и начата следующая, 1-я обратная переделка. Теперь условные сигналы снова получили противоположное и первоначальное значение: на синий цвет пчела должна была сделать правый поворот, а на зеленый — левый. В опыте с пчелой № 10 для осуществления 1-й обратной переделки понадобилось 15 сочетаний, после чего пчела 5 раз подряд ответила правильно на предложенные ей раздражители.

Таким образом, у пчелы № 10 временная связь была выработана после 13 сочетаний. Для первой прямой переделки понадобилось 31 сочетание, для последующей 1-й обратной переделки достаточно было 15 сочетаний,

после чего пчела делала правильные повороты в лабиринте, соответственно новому сигнальному значению условного раздражителя.

Изложенный опыт показал, что у пчелы можно осуществить многократную переделку условных реакций. Следовые реакции в сторону предыдущего сигнального значения цветowych раздражителей, вероятно, являются следствием длительного сохранения очага возбуждения в центральной нервной системе пчелы.

Для выяснения вопроса о возможности тренировки нервных процессов количество переделок было увеличено до 7—8. В результате проведенных опытов было установлено, что при многократных переделках изменяется скорость переделки, т. е. число сочетаний, необходимое для каждой последующей переделки, уменьшается. Для примера приведем опыт с пчелой № 17.

Пчела по условному сигналу — синий цвет — должна была сделать правый поворот, а по второму условному сигналу — зеленый цвет — левый поворот. Временная связь была выработана после 10 сочетаний. 1-я прямая переделка заключалась в том, что пчела должна была по синему сигналу сделать левый поворот, а по зеленому — правый. При последующей второй переделке (1-я обратная переделка) условные сигналы получали снова первоначальное значение. Было сделано 4 прямые и 3 обратные переделки условных рефлексов (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Переделка	Число сочетаний при:	
	прямой переделке рефлексов	обратной переделке рефлексов
1-я	15	17
2-я	10	8
3-я	9	8
4-я	8	—

ТАБЛИЦА 2

Переделка	Число сочетаний при:	
	прямой переделке рефлексов	обратной переделке рефлексов
1-я	15,6	19,4
2-я	12,2	7,8
3-я	7,8	8,3

Отсюда видно, что число сочетаний, необходимых для осуществления повторной переделки, уменьшается. Возможно, что в ходе переделки условных реакций в условиях нашего опыта установление определенного уровня подвижности нервных процессов связано с соотношением процессов возбуждения и торможения, характерным для данной пчелы.

Всего по тренировке свойства подвижности нервных процессов путем многократных переделок условных рефлексов было поставлено 5 опытов на 5 пчелах (табл. 2).

Сравнивая средние данные результатов 5 опытов на 5 пчелах, можно видеть, что количество сочетаний при каждой последующей однозначной переделке уменьшается.

Таким образом, последовательно проводя переделку сигнального значения цветowych условных раздражителей, мы получаем ускорение переделки условнорефлекторных реакций. Можно думать, что в основе этого лежит тренировка подвижности нервных процессов. Пчела при каждой последующей переделке быстрее решает предложенную задачу.

Обсуждение результатов

Приведенный экспериментальный материал показывает, что временная связь на цветowe раздражители вырабатывается сравнительно быстро. Для образования временной связи необходимо 8—12 сочетаний

условного раздражителя с безусловным. В процессе образования и укрепления временной связи пчела несколько раз подряд правильно отвечает на условные раздражители, а затем процесс концентрации возбудительного и тормозного процессов снижается, что ведет к неправильному решению задачи. Периоды правильных и неправильных условнорефлекторных реакций на цветовые сигналы в лабиринте волнообразно чередуются. В процессе выработки временной связи и переделок сигнального значения цветочных раздражителей можно было наблюдать «задолбленность» проприоцептивной реакции. Это выражалось в том, что пчела несколько раз подряд делала один и тот же неправильный поворот от условного раздражителя, хотя он и не приводил к пищевому подкреплению. Продолжительное повторение стереотипных движений пчелы в одном и том же направлении, вероятно, является показателем более сильного значения проприоцептивного раздражения по сравнению со зрительным — цветовым. В этом случае сигнал не был для пчелы ведущим в определении направления поворота. Для анализа этого явления в специальных опытах мы изменяли интенсивность освещения цветочного условного раздражителя. Увеличение интенсивности освещения вызывало ориентировочную реакцию пчелы, после чего цветочный сигнал начинал правильно определять направление поворота в сторону пищевого подкрепления. Следовательно, повышение силы цветочного раздражителя привело к повышению уровня возбуждения в зрительном анализаторе пчелы, который приобрел ведущее значение в осуществлении пищевого условного рефлекса.

Этот факт еще раз убеждает нас в том, что в основе поведения пчелы лежит условнорефлекторная деятельность при высоком уровне возбуждения центра безусловного пищевого рефлекса; пчела не уходит из лабиринта до тех пор, пока не получит подкрепления. При достаточной силе условного раздражителя он становится определяющим в направлении двигательных реакций для нахождения пищи.

При неоднократных переделках сигнального значения условных раздражителей ускоряется переделка условнорефлекторных реакций. Можно предполагать, что при этом тренируется подвижность нервной системы, но лишь до определенного предела. Это нашло свое выражение в наших опытах в том, что как для прямой, так и для обратной переделки требовалось определенное и одинаковое число сочетаний, которое не уменьшалось при дальнейшем повторении переделок.

Выводы

1. У медоносной пчелы подвижность нервных процессов подвергается тренировке путем многократной переделки сигнального значения условных положительных и отрицательных раздражителей.

2. При образовании временной связи вначале вырабатывается условный рефлекс на место подкрепления, который является более прочным по сравнению с условным рефлексом на цветовые раздражители.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Т. Т., Е. И. Артемьев, С. Л. Балакин и др., VII Всесоюзный съезд физиол., биохим. и фармакологов, Доклады, Медгиз, М., 1947.
 Воскресенская А. К., Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 1, 1955.
 Воскресенская А. К. и Н. Г. Лопатина, Журн. общ. биол., т. XIII, № 6, 1952.

-
- Воскресенская А. К. и Н. Г. Лопатина, Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
Лобашев М. Е., Журн. общ. биол., т. XVI, № 2, 1955.
Лобашев М. Е. и И. А. Никитина, Докл. Акад. наук СССР, нов. сер., т. LXXIX, № 6, 1951.
Никитина И. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
Образцова Г. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
Понурова В. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
Рокотова Н. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
Третьякова О. В., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
Федоров Викт. К., Физиол. журн. СССР, т. XXXVII, № 2, 1951.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ВЛИЯНИЕ ВЫКЛЮЧЕНИЯ ЗРИТЕЛЬНОГО РЕЦЕПТОРА В РЯДЕ
ПОКОЛЕНИЙ НА УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
МЫШЕЙ**

Г. А. ОБРАЗЦОВА и ВИКТ. К. ФЕДОРОВ

(Лаборатория сравнительного онтогенеза высшей нервной деятельности, заведующий —
В. А. Трошихин, и Группа физиологии типа высшей нервной деятельности
животных, заведующий — Викт. К. Федоров)

Изменения в протекании условных и безусловных реакций после энуклеации являлись предметом многочисленных исследований, выполненных на различных животных (крысы, кролики, кошки, собаки, обезьяны). К настоящему времени можно считать установленным, что лишение зрительной импульсации, особенно в раннем возрасте, приводит к определенным нарушениям, степень выраженности которых зависит от возраста, в котором произведена операция, предшествующего опыта животного, типа высшей нервной деятельности и других факторов. Что касается изменений высшей нервной деятельности, то в этом вопросе нет единого мнения (Watson, 1907; Siegel, 1953; Лобанова, 1954; Моисеева, 1957).

Изучив протекание безусловнорефлекторных реакций (специализированных кожных рефлексов, вестибулярного нистагма, общего поведения и развития) у животных в условиях исключения зрения во внутриутробном и раннем постнатальном периоде и обнаружив ряд определенных нарушений (Волохов и Образцова, 1951), в настоящем сообщении мы поставили задачу выяснить роль исключения зрительного рецептора в условнорефлекторной деятельности с тем, чтобы проследить эффект энуклеации, если таковой обнаружится, на потомстве, подвергая указанному воздействию животных каждого следующего поколения.

Объектом исследования являлись мыши, высшая нервная деятельность которых среди других мелких лабораторных животных изучена наиболее детально по методике Ганике—Федорова (Федоров, 1951). Энуклеация производилась путем специально разработанного авторами приема, позволяющего у мышей, а также у других мелких животных совершенно бескровно производить эту операцию. Сущность метода заключалась в том, что у наркотизированной мыши глазным пинцетом раздвигались веки, а у молодых животных вскрывалась глазная щель, осторожно снизу нажималось глазное яблоко и у основания его перевязывались сосуды и нервы тонкой нитью. В течение недели глазное яблоко целиком отпадало. Отличительной чертой данного метода является полная бескровность и, видимо, минимальная травматизация, так как уже через час после операции появлялась пищевая реакция и нормализовалось общее поведение животного.

Настоящее исследование проведено на 26 ослепленных мышах и большом количестве (около 200) контрольных животных в следующих трех сериях опытов.

В первой серии изучалась высшая нервная деятельность у мышей до и после энуклеации.

Во второй серии исследовалась условнорефлекторная деятельность энуклеированных и интактных (контрольных) животных.

В третьей серии изучалась высшая нервная деятельность потомков 1-го, 2-го, 5-го, 6-го и 7-го поколений ослепленных мышей. Энуклеация в этом случае производилась у всех животных в период до созревания — на 10—12-й день жизни.

Первая серия. Исследование проведено на 3 мышах, у которых до энуклеации изучалась условнорефлекторная деятельность путем применения следующих испытаний: переделки условных рефлексов, сшибки нервных процессов на фоне изменения стереотипа, удлинения действия дифференцировочного раздражителя с обычных 45 сек. до 15 мин. и голодания. На основании этих испытаний (табл. 1) исследованных животных можно было характеризовать как подвижных, с достаточно сильными нервными процессами при незначительном превалировании раздражительного процесса над тормозным.

ТАБЛИЦА 1

№. мыши, пол	Число опытов, потребо- вавшихся для I, II, III переделок рефлексов			Удлинение диф- ференцировки за каждые 5 мин.	Изменение рефлексов при I, II, III сшибках верных процессов			Изменение условных рефлексов при потыше- нии пищевой разбудимости
	I	II	III		I	II	III	
До энуклеации								
♂92	12	3	9	92—102—65	0	0	0	(+)
♂93	9	4	—	73— 77—55	(+)	(+)	(+)	(+)
♀56	8	4	—	20— 60—36	0	(+)	0	0
После энуклеации								
♂92	2	3	—	68— 39— 47	(+)	—	—	(+)
♂93	3	—	—	65— 48— 49	(+)	—	—	(+)
♀56	12	—	—	43—136—170	(+)	—	—	(—)

Примечание: 0 — рефлексы в опыте не изменились, (+) — дифференцировка растормозилась, (—) — рефлексы в опыте отсутствуют.

В первых двух опытах после ослепления наблюдалось незначительное снижение положительных условных рефлексов и растормаживание дифференцировки (мышы №№ 92 и 93). Более сильные изменения отмечались у мыши № 56, у которой условные рефлексы были недостаточно закреплены после последней переделки рефлексов: в течение 10 дней после операции наблюдались фазовые явления. В дальнейшем у всех животных условнорефлекторная деятельность полностью нормализовалась, т. е. положительные рефлексы в несколько раз превышали величины рефлексов на тормозной раздражитель.

После закрепления условных рефлексов были повторены все испытания, которые применялись до операции. Результаты этих испытаний, приведенные в табл. 1, показывают, что у самцов (№№ 92 и 93) энуклеация не повлияла на силу и подвижность нервных процессов, в то время как у самки № 56 замедлилась переделка условных рефлексов и значи-

тельно ослабло дифференцировочное торможение: при удлинении дифференцировки мышь очень долго находилась в кормушке. Согласно испытанию голоданием, можно думать, что ослаб и раздражительный процесс, так как в этом опыте животное не реагировало на подаваемые условные раздражители.

Таким образом, из приведенного экспериментального материала видно, что устранение зрительной импульсации по-разному влияет на высшую нервную деятельность животных. В то время как у мышей №№ 92 и 93 условнорефлекторная деятельность практически не изменилась после энуклеации, у мыши № 56 произошло значительное ослабление силы и подвижности нервных процессов. Указанные различия в характере влияния энуклеации на высшую нервную деятельность мышей могут быть объяснены или различными типологическими свойствами нервной системы исследованных животных, или неодинаковой степенью замещаемости утраченной функции зрения другими функциональными системами.

Вторая серия опытов была проведена по иной схеме. От двух родительских пар было получено 16 мышей, составивших две группы — опытную и контрольную. В возрасте 10 дней все мыши опытной группы были энуклеированы, а в возрасте 3 мес. вместе с контрольными подверглись исследованию. Опыты проводились на группах мышей, состоящих из 4 животных. Так как результаты исследований в группах оперированных и контрольных животных примерно одинаковы, то мы ограничимся анализом материала, полученного на группе № 44 (♂) оперированных и группе № 45 (♂) контрольных мышей.

Первый условный рефлекс на звонок № 4 (60 дб) выработался у слепых несколько быстрее, чем у интактных животных. Введение в стереотип более сильного звукового сигнала (зв. № 6 — 80 дб), чередующегося с зв. № 4, у всех животных снизило рефлекс на последний. В дальнейшем звонок, усиленный до 100 дб (зв. № 7), вызвал запредельное торможение у контрольных животных, у слепых рефлекс на него был наиболее высоким. Наконец, экстренная замена зв. № 7 тоном или метрономом выявила большую степень генерализации у энуклеированных животных по сравнению с контрольными. Соответствующие данные приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Слепые мыши, группа № 44 (♂)				Контрольные мыши, группа № 45 (♂)			
наименование условного раздражителя	величина условного рефлекса (в сек.)	наименование условного раздражителя	величина условного рефлекса (в сек.)	наименование условного раздражителя	величина условного рефлекса (в сек.)	наименование условного раздражителя	величина условного рефлекса (в сек.)
Зв. № 4	19.2			Зв. № 4	13.9		
Зв. № 4	8.2	Зв. № 6	12.1	Зв. № 4	10.2	Зв. № 6	11.5
Зв. № 4	15.2	Зв. № 7	17.6	Зв. № 4	8.2	Зв. № 7	8.6
Зв. № 4	13.7	Зв. № 7	14.5	Зв. № 4	17.3	Зв. № 7	17.7
Зв. № 4	9.3	Тон — 9000 гц	8.9	Зв. № 4	12.1	Тон 9000 гц	3.5
Зв. № 4	15.4	M ₁₂₀	1.4	Зв. № 4	14.9	M ₁₂₀	0.0

После укрепления положительных условных рефлексов было исследовано угасательное торможение и степень его тренируемости у обеих групп животных. Для этого в течение 12 опытов десятикратно с интервалом в 1 мин. применялся звонок № 4 без подкрепления. Угашение у всех

мышей протекало волнообразно. Так, у интактных животных средние величины угашаемого рефлекса за каждый опыт составляли: 5.9, 4.3, 4.6, 5.9, 4.3, 4.6, 3.1, 1.9, 2.7, 4.6, 8.3 и 6.3 (среднее 4.7 ± 0.43), а у слепых соответственно: 4.7, 2.9, 4.8, 1.4, 2.2, 2.1, 6.7, 4.3, 2.7, 4.5, 9.7, 3. (среднее 4.1 ± 0.60), т. е. у слепых мышей угасание рефлекса на звонок № 4 было более интенсивным, чем у контрольных животных. Что же касается степени тренируемости угасательного торможения, определяемого отношением суммы величин угашаемого рефлекса за первые 6 опытов к 6 последующим, то оказалось, что у контрольных мышей это отношение составило 1.1, а у слепых — 0.57, что указывает на вдвое большую степень тренируемости угасательного торможения у интактных животных.

Несоответствие между степенью угашения условного рефлекса и степенью тренируемости угасательного торможения у исследованных групп мышей вызвало необходимость повторения этого испытания. С этой целью был восстановлен рефлекс на звонок № 4 и в течение 6 последующих опытов производилось прерывистое угашение условного рефлекса на звонок № 6. Средние величины угашаемого рефлекса у контрольных мышей составили: 4.2, 5.0, 7.7, 5.1, 6.9, 5.3 (среднее 5.5 ± 0.50), у слепых животных соответственно: 3.3, 3.2, 1.6, 5.8, 5.8, 8.2 (среднее 4.5 ± 0.89). Степень же тренируемости торможения у контрольных мышей составила 0.98, а у энуклеированных — 0.46. Таким образом, и в этом случае оказалось, что у слепых животных интенсивность угасания рефлекса была более высокой, а степень тренируемости угасательного торможения более низкой, нежели у интактных мышей.

После изучения угасательного торможения приступили к исследованию дифференцировочного торможения. Для этого звонок № 6 продолжали подкреплять кормом, а звонок № 4 систематически угашали. Дифференцировка у слепых и контрольных мышей вырабатывалась примерно одинаково. Процентное отношение величины рефлекса на дифференцировочный раздражитель к величине положительного рефлекса у контрольных животных составляло в течение первых 6 опытов: 47, 60, 52, 38, 44, 14, а у слепых соответственно: 68, 51, 38, 28, 48, 13. В дальнейших опытах дифференцировка в обеих группах животных также оставалась одинаковой. На этом фоне было произведено удлинение действия дифференцировочного раздражителя до 15 мин. Как видно из табл. 3, дифференцировка в большей степени растормозилась у контрольных животных.

Следующее испытание, заключающееся в изменении стереотипа, вызвало у интактных животных значительное растормаживание дифференцировки, в то время как у энуклеированных мышей дифференцировка в этих условиях опыта даже улучшилась (табл. 3). Таким образом, результаты трех испытаний, прерывистого угашения, удлинения действия дифференцировочного раздражителя и изменения стереотипа однозначно указывают на то, что у энуклеированных животных тормозной процесс более сильный, чем у контрольных мышей.

Последнее испытание было проведено с применением сверхсильного раздражителя. Как видно из той же табл. 3, у контрольных мышей положительный рефлекс резко снизился, а у оперированных даже несколько повысился, что указывает на слабость процесса возбуждения у интактных животных.

Данная серия опытов не позволяет сделать какой-либо определенный вывод об отрицательном или положительном влиянии энуклеации на выс-

ТАБЛИЦА 3

Характер испытания	Слепые мыши, группа № 44 (♀)		Контрольные мыши, группа № 45 (♀)	
	величина условного рефлекса (в сек.)		величина условного рефлекса (в сек.)	
	на положи- тельный раздражитель	на тормозной раздражитель	на положи- тельный раздражитель	на тормозной раздражитель
Удлинение дифференци- ровки (по 5 мин.)	—	84	—	120
1-е	—	132	—	96
2-е	—	72	—	108
3-е	—	—	—	—
До изменения стереотипа . . .	17.2	8.4	20.0	9.6
В день изменения стереотипа . .	12.2	0.0	25.2	18.8
После изменения стереотипа . .	14.8	9.6	23.6	9.4
До усиления положительного раздражителя	23.8	0.0	24.0	0.0
В день усиления положитель- ного раздражителя	6.8	2.0	28.0	0.0
После усиления положительного раздражителя	13.8	6.0	24.6	0.0

шую нервную деятельность мышей, так как по одним испытаниям лучшие показатели наблюдались у оперированных животных, а по другим — у контрольных.

Полагая, что энуклеация может вызвать более четкие изменения основных нервных процессов при условии выключения зрения в течение нескольких поколений, для решения этого вопроса была поставлена третья серия опытов. Были взяты хорошо изученные мыши линии А и в течение 7 поколений в возрасте 10—12 дней (до прозревания) подвергались операции. Сравнение результатов исследований между оперированными и контрольными животными производилось отдельно среди самцов и самок так как, согласно нашим данным (Федоров, 1953), в этой линии мышей по некоторым показателям высшей нервной деятельности имеются вполне достоверные различия.

В первых двух поколениях было изучено 5 слепых самок. Условные рефлексы у этих животных вырабатывались так же, как и у интактных мышей. Незначительное различие было обнаружено при изучении тормозного процесса: при удлинении действия дифференцировочного раздражителя до 5 мин. у слепых мышей наблюдалось несколько большее растормаживание дифференцировки по сравнению с контрольными. Если среди контрольных животных длительность нахождения мышей у кормушки за 5 мин. действия тормозного раздражителя составляла в среднем 60 сек., то у энуклеированных мышей это время достигало 90 сек. Испытания раздражительного процесса разными дозами кофеина не дало определенных результатов: незначительное растормаживание дифференцировки при дозе кофеина 0.4 мг на мышь, наблюдаемое у слепых самок, является характерным для самок этой линии.

При изучении подвижности нервных процессов у этих мышей было установлено, что в среднем рефлекс переделался у них вдвое быстрее, чем у 50 интактных самок (табл. 4).

При исследовании высшей нервной деятельности 4 самцов 1-го и 2-го поколений энуклеированных родителей было обнаружено единственное отличие от интактных животных в подвижности нервных процессов:

ТАБЛИЦА 4

№ поколения	Пол	Число мышей	Число опытов, потребовавшихся для переделки условных рефлексов ($M \pm m$)	Крайние варианты
1-е и 2-е	♀	5	13.8 ± 1.80	8—18
1-е и 2-е	♂	4	7.3 ± 1.25	4—9
5-е, 6-е и 7-е . .	♂	5	27.6 ± 10.26	2—61
Контроль	♀	50	27.6 ± 3.55	2—121
Контроль	♂	50	4.5 ± 0.41	1—13

рефлексы у слепых мышей переделались несколько медленнее, чем у контрольных животных (табл. 4). Анализируя скорость переделки условных рефлексов у самок и самцов первых 2 поколений энуклеированных животных с точки зрения крайних вариантов, видим, что результаты данного испытания не выходят за пределы наиболее быстрой и наиболее медленной переделок у мышей линии А.

Совершенно другие данные в отношении подвижности нервных процессов были получены на 5 самцах 5-го, 6-го и 7-го поколений. Как видно из табл. 4, переделка рефлексов у самцов осуществилась за 2, 4, 24, 46 и 61 опытов, в то время как у 50 самцов этой линии крайние варианты переделки рефлексов составляли 1—13 опытов. Следовательно, среди 5 оперированных мышей встретилось 3 самца, переделка у которых произошла в более длительный срок, чем у всех исследованных нами интактных животных, что можно отнести за счет ослабляющего влияния операции на подвижность нервных процессов.

Помимо необычайно низкой подвижности, у указанных 3 слепых самцов было можно констатировать относительную слабость нервных процессов, проявляющуюся в том, что после каждого испытания, как например изменение стереотипа, сшибка нервных процессов, удлинение действия дифференцировки и других, возникали довольно стойкие фазовые явления, что совершенно не характерно для самцов линии А. К этому следует добавить, что исследование влияния энуклеации в поколениях прекратилось из-за стерильности мышей 7-й генерации. Последнее обстоятельство не может быть поставлено в связь с результатом инбридинга, так как мыши линии А на протяжении более 80 поколений размножались путем родственного скрещивания без заметного понижения плодовитости.

Суммируя полученные данные, можно сказать, что изменения высшей нервной деятельности у слепых мышей наблюдались во всех сериях опытов, хотя они и не были однозначными. Наиболее определенные результаты были получены в первой и третьей сериях. Оказалось, что степень ослабления всех свойств нервных процессов зависит от типа нервной системы животных. Заметное ослабление нервных процессов наблюдалось у мышей со слабой нервной системой.

При исследовании потомков ослепленных мышей было установлено, что выключение зрительного рецептора в течение ряда поколений вызывает существенное снижение репродуктивного цикла в 7-м поколении, а также ряд изменений высшей нервной деятельности, которые не были отмечены в двух первых генерациях. У отдельных самцов 5-го, 6-го и 7-го поколений наблюдалось резкое ослабление подвижности нервных процессов. Являются ли указанные симптомы результатом общего функционального ослабления организма в отсутствии зрительной импульса-

ии в течение ряда поколений, связанного с нарушением баланса нервно-уморальных и, в частности, эндокринных факторов, или это есть специфические изменения, касающиеся в основном понижения общего тонуса коры головного мозга, предстоит выяснить в дальнейших исследованиях ; применением разнообразных методик и на большем фактическом материале.

ЛИТЕРАТУРА

- В о л о х о в А. А. и Г. А. О б р а з ц о в а, Физиол. журн. СССР, т. XXXVII, № 4, 1951.
Л о б а н о в а Л. В., Докл. Акад. наук СССР, т. XCVI, № 5, 1954.
М о и с с е в а Н. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VI, 1957.
Ф е д о р о в В. К., Журн. высш. нервн. деят., т. I, в. 5, 1951.
Ф е д о р о в В. К., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XXXV, в. 6, 1953.
W a t s o n I. B., Psychol. Rev. Monogr., v. 8, 1907.
S i e g e l A. I., Journ. Comp. a. Physiol. Psychol., v. 46, 1953.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ У ЩЕНКОВ
В РАЗЛИЧНЫЕ ВОЗРАСТНЫЕ ПЕРИОДЫ
ПОСЛЕ ОДНОВРЕМЕННОГО ВЫКЛЮЧЕНИЯ ДИСТАНТНЫХ
РЕЦЕПТОРОВ**

А. В. ПОГРЕБКОВА

(Лаборатория инteroцептивных условных рефлексов.
Заведующий — Э. Ш. Айрапетьянц)

Работами В. С. Галкина (1933) и К. С. Абуладзе (1935) в опытах с одновременным выключением дистантных рецепторов было показано резкое падение тонуса коры головного мозга после операции. В последние годы в лаборатории, руководимой Э. Ш. Айрапетьянцем, при одновременном и поэтапном выключении периферических концов дистантных анализаторов были обнаружены факты, указывающие на наличие корковой компенсации утраченных функций с относительным функциональным замещением их оставшимися анализаторами (Лобанова, 1953, 1956, 1957; Айрапетьянц, 1955, 1957; Айрапетьянц и Моисеева, 1956, 1957; Моисеева, 1957; Кисляков, 1956). В опытах Л. В. Лобановой, в которых производилось последовательное выключение рецепторов, было показано, что степень проявления указанной компенсации за счет сохранившихся анализаторов — и в первую очередь двигательного — зависит не только от сроков между выключением того или иного рецепторного прибора, но и от типа нервной системы животного. В то же время Н. А. Моисеева в экспериментах на щенках при последовательном и одновременном выключении зрительного, слухового, обонятельного и вестибулярного рецепторов установила, что чем моложе животное, тем быстрее и легче проявляется указанная компенсация. Щенки 2—3-месячного возраста уже на 2—6-й день после одновременного выключения указанных рецепторов ходили, быстро находили кормушку и проявляли длительную двигательную активность в течение суток. Вместе с тем щенки, оперированные в возрасте 5 мес., только на 15—18-й день после операции оказались в состоянии найти кормушку, а перенесшие операцию в 10-месячном возрасте — даже на 25—30-й день не всегда правильно выбирали направление к ней. Двигательная активность последних была выражена значительно меньше, чем у предыдущих групп. Условнорефлекторная деятельность щенков также претерпела ряд изменений, степень и продолжительность которых оказались неодинаковыми у щенков разных возрастов.

Таким образом, была выяснена роль возрастного фактора в проявлении той или иной степени корковой компенсации некоторых функций организма после выключения дистантных рецепторов.

Значение снижения тонуса мозговой коры в результате выключения зрения, слуха и обоняния, изучалось в лаборатории М. В. Сергиевского при решении вопроса об особенностях различных рефлекторных воздействий на дыхание (Сергиевский, 1955; Сергиевский, Михайлова, Мачинская, 1957; Иванов, 1957; Сергиевский и Иванов, 1958). В этих работах авторами было установлено значительное снижение чувствительности к углекислому газу, а также нарушение градуальности дыхательных реакций после выключения дистантных рецепторов у взрослых собак и кроликов.

Разрабатывая вопросы, связанные с изучением характера корковой регуляции дыхания (Погребкова, 1950, 1952а, 1952б, 1958), мы считали необходимым провести исследование дыхательной реакции у собак различных возрастных групп, у которых выключение периферических концов дистантных анализаторов было произведено в раннем онтогенезе.

В настоящем сообщении представлены две серии таких исследований.

Методика

Опыты проведены на 17 щенках, из которых 11 подверглись операции одновременного выключения зрения, слуха и обоняния, а 6 являлись контрольными. Оперированные щенки по срокам операции делились на следующие две группы: оперированные в 2.5-месячном возрасте — 3 щенка и оперированные до прозревания (в 8—11-дневном возрасте) — 8 щенков. На щенках 1-й группы опыты проводились начиная с 5-месячного возраста, на щенках 2-й группы — начиная с 12—15-го дня жизни. Каждая группа имела контрольных неоперированных щенков того же помета, а у маленьких щенков — также и из другого.

Исследования проводились в специальной газовой камере. В качестве раздражителя дыхательной системы применялся углекислый газ в концентрациях от 0.5 до 5%. Углекислый газ из особого резервуара дозированно вводился в камеру в течение нескольких секунд, удерживался в ней 1—2 мин. и выводился при помощи вакуумного насоса. И то и другое производилось по возможности бесшумно. Для выяснения чисто химического действия CO_2 и роли сопутствующих его введению факторов в камеру вводился через аналогичные приборы под тем же давлением и в тех же объемах воздух нормального состава. В некоторых случаях для сравнения дыхательных реакций в камере одновременно помещалось 2 щенка. На кимографе велась запись дыхательных движений и двигательных реакций.

Результаты опытов

1 серия — опыты на щенках, лишенных дистантных рецепторов в 2.5-месячном возрасте. Щенки, перенесшие в 2.5-месячном возрасте операцию выключения дистантных рецепторов, в 5-месячном возрасте проявляли достаточную активность, которая почти не отличалась от активности контрольных щенков. Однако в отличие от контрольных оперированные щенки оказались чрезвычайно чувствительными как к малейшим сотрясениям помещения, где они находились, так и к самому незначительному движению воздуха в камере. Реакция на эти раздражители, проявляясь обычно либо в виде настораживания, либо в принятии пассивно-оборонительной позы, угасала с трудом.

Частота (а также и глубина) дыхательных движений как оперированных, так и контрольных щенков в этом возрасте оказалась непостоянной и у одного и того же щенка, находящегося в относительном покое, колебалась в пределах от 18—20 до 28—36 дыхательных движений в 1 мин. Во время опыта можно было наблюдать сравнительно частые переходы от состояния сильного двигательного возбуждения к резко заторможенному состоянию, когда щенок обвисал в лямках, а дыхание его замедля-

лось до 14—16 дыхательных движений в 1 мин. Через 6—20 мин. это состояние сменялось вспышкой возбуждения, дыхание при этом учащалось и затем вновь приходило к исходному уровню.

Особый интерес представляет тот факт, что чувствительность щенков лишенных дистантной рецепции, к углекислому газу, как правило не отличалась от чувствительности нормальных щенков (рис. 1). Если у взрослых собак [данные лаборатории М. В. Сергиевского и наши данные (Погребкова, 1958)] после выключения зрения, слуха и обоняния чувствительность к CO_2 снижалась очень значительно, то у 5-месячных щенков мы не наблюдали этого снижения. 0.6—0.8% CO_2 обычно оказы

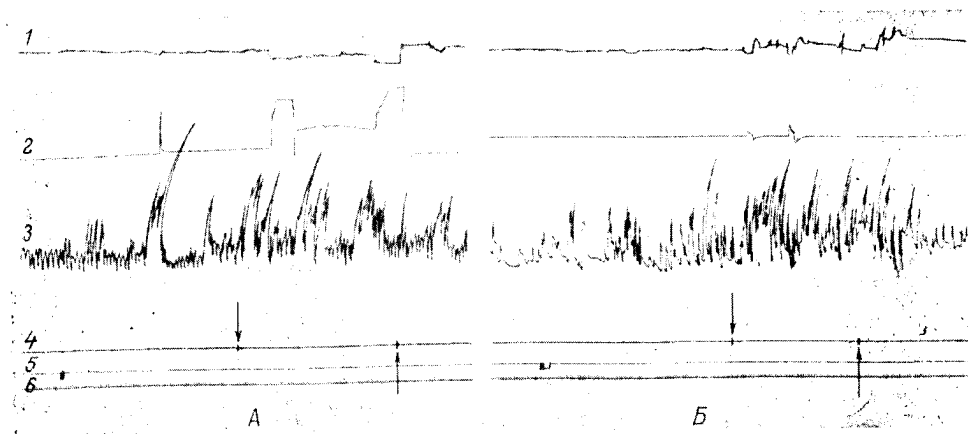


Рис. 1. Дыхание оперированного (А) и контрольного (Б) щенков при действии углекислого газа. Возраст щенков 6 мес. 12 дней.

1 и 2 — движения животного на подвижных участках пола; 3 — пневмограмма; 4 — отметка включения (стрелка вниз) и выключения (стрелка вверх) вентиляции; 5 — отметка введения CO_2 ; 6 — отметки времени (1 сек.).

вались пороговыми концентрациями для появления заметной дыхательной реакции. Однако характер дыхательных движений при гиперкапническом состоянии оказался непостоянным, и реакция на CO_2 у одного и того же щенка выражалась то в учащении дыхания и увеличении амплитуды его, то только в учащении или только в увеличении амплитуды дыхательных движений. Эта особенность была характерной как для оперированных, так и для нормальных щенков. Величина гиперкапнической реакции как у тех, так и у других оказалась также непостоянной и находилась в прямой зависимости от того, были ли щенки в момент введения CO_2 в бодрствующем или заторможенном состоянии. В последнем случае увеличение легочной вентиляции, наблюдающееся обычно в резкой форме при действии 3—4% CO_2 , становилось очень незначительным, а воздух, содержащий 1% CO_2 , не вызывал какой-либо видимой реакции. Если же щенок выводился из этого состояния путем изменения его положения, открывания камеры и т. п., то дыхательная реакция на CO_2 снова увеличивалась. Переход в состояние угнетения наиболее часто наблюдался у оперированных животных.

Таким образом, наблюдения, проведенные на оперированных и контрольных щенках этой группы, показали неустойчивость, непостоянство дыхательных реакций при дыхании как обычным воздухом, так и при

збытке углекислого газа. В отличие от взрослых собак выключение щенков в 2,5-месячном возрасте периферических концов дистантных анализаторов, в первые месяцы после выключения существенно не изменило их чувствительности к углекислому газу (по сравнению с контрольными). Переход щенков во время опыта в заторможенное состояние (что наиболее часто наблюдалось у оперированных щенков) приводил, как правило, к значительному снижению чувствительности к углекислому газу.

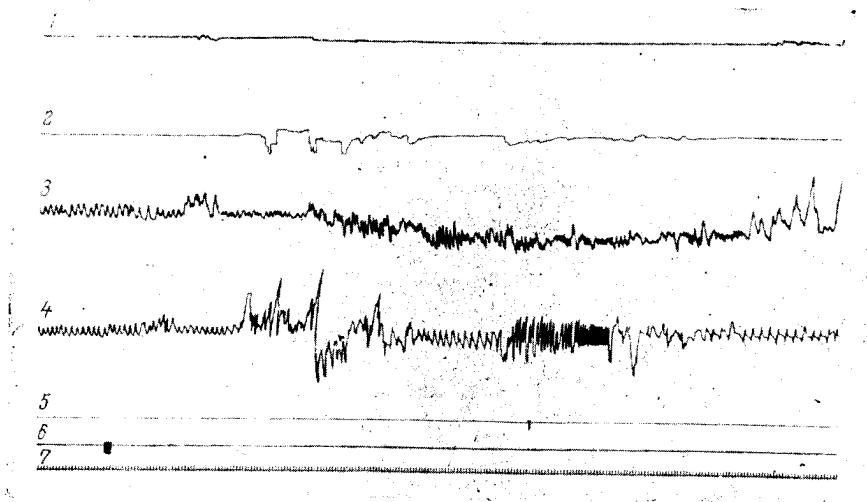


Рис. 2. Дыхание оперированного и контрольного щенков при действии углекислого газа. Возраст щенков 17 дней.

1 и 3 — движение и дыхание контрольного щенка; 2 и 4 — движение и дыхание оперированного щенка; 5 — отметка выключения вентиляции; 6 — отметка введения CO_2 ; 7 — отметка времени (1 сек.).

II серия — опыты на щенках, лишенных дистантных рецепторов до созревания. По поведению вне опыта, становлению двигательных, пищевых и голосовых реакций оперированные щенки в первые месяцы жизни не отличались от контрольных. Однако вес щенков, перенесших операцию, в первую неделю после операции заметно отставал от веса контрольных, и только через 2—3 недели вес животных постепенно начал выравниваться.

Если у щенков 5-месячного возраста частота дыхательных движений в покое варьировала от 18 до 36 в 1 мин., то у щенков этой группы (как оперированных, так и контрольных) она колебалась в еще больших пределах (от 20—22 до 88 в 1 мин.). Дыхание при этом было ритмично и непостоянно по глубине. В отличие от щенков предыдущей группы, оперированные щенки не реагировали на изменение тока воздуха в камере, возникающее при введении или выведении его из камеры. Во время опыта щенки первых двух недель жизни двигались мало, однако к концу 3-й недели двигательная активность оперированных животных стала заметно возрастать, в то время как неоперированные щенки в большинстве случаев были малоподвижны. К концу опыта, длящегося около 30—40 мин., как

те, так и другие обычно постепенно обвисали в лямках, упираясь головой в пол камеры. Дыхание в это время становилось реже и равномернее

У всех щенков 2—3-недельного возраста была выявлена та или иная степень нарушения дыхания при введении воздуха, содержащего избыток CO_2 . Заметное увеличение легочной вентиляции наступало при 0.7—0.9% CO_2 . Однако характер и величина гиперкапнической реакции у оперированных и контрольных щенков этого возраста были крайне непостоянны. Изменения дыхания в ответ на действие CO_2 в большинстве случаев носили характер хаотических, беспорядочных дыхательных движений (рис. 2). При продолжающемся действии CO_2 (вентиляция включалась через 1.5—2 мин.) резко форсированное дыхание могло смениться совершенно нормальным дыханием (кратковременность гипервентиляции во время действия CO_2 отмечалось и в других возрастных группах). В иных случаях после учащенного дыхания следовали длительные паузы, а затем снова наступало резкое учащение, и т. д. Только к концу 2-го месяца жизни у контрольных щенков начал преобладать постоянный характер гиперкапнической реакции, у щенков же, лишенных дистантной рецепции, хаотические изменения дыхания при действии CO_2 наблюдались и в этот период.

Как указывалось выше, щенки этой возрастной группы во время опыта сравнительно легко засыпали. В это время дыхательные реакции на CO_2 так же, как это отмечалось в предыдущей серии исследований, значительно уменьшались (рис. 3).

Напомним, что у 5-месячных оперированных щенков к концу опыта в отличие от интактных часто наблюдалось состояние угнетения. У оперированных щенков младшего возраста к концу 3-й недели жизни во время опыта в основном преобладало состояние бодрствования, в то время как у контрольных легко развивалось угнетение двигательных функций. Соответственно этому и реакция на CO_2 у оперированных щенков во многих случаях была выше. Как видно из рис. 4, рефлекторное изменение дыхания у опе-

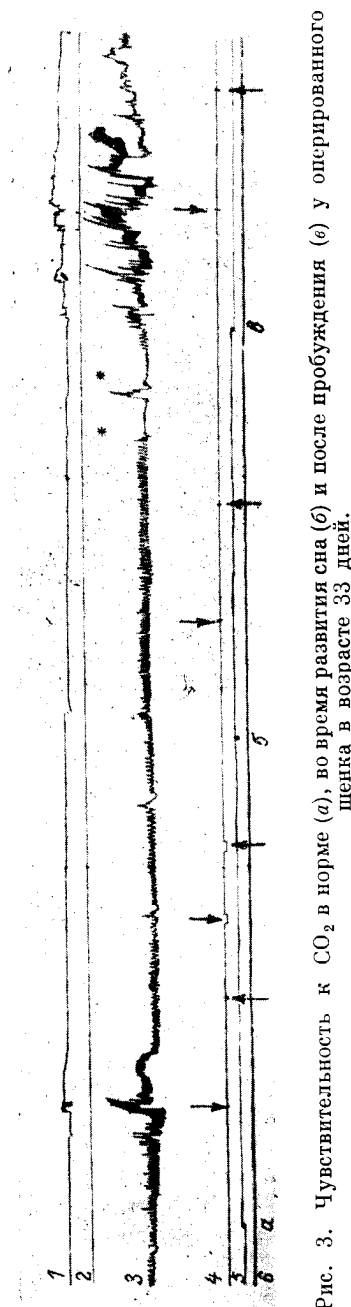


Рис. 3. Чувствительность к CO_2 в норме (а), во время развития сна (б) и после пробуждения (в) у оперированного щенка в возрасте 33 дней.

Крестик указывает момент выведения щенка из состояния сна. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

рированного щенка возникло на 4-й секунде, у контрольного же дыхание оставалось без изменений в течение 1.5 мин., затем щенок вдруг

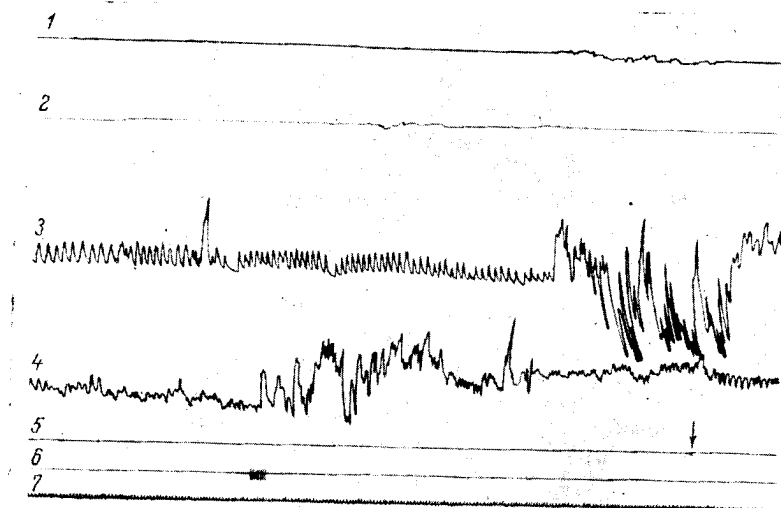


Рис. 4. Зависимость гиперкапнической реакции от состояния животного (контрольного щенка в состоянии сна и оперированного в состоянии бодрствования).

Обозначения те же, что на рис. 2.

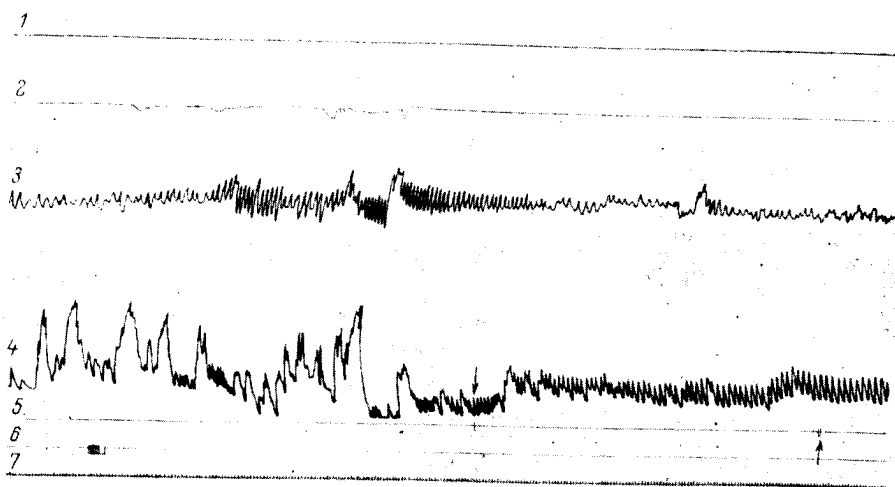


Рис. 5. Влияние небольших доз CO_2 на дыхание оперированных щенков.

1, 3 — движение и дыхание щенка в покое, 2, 4 — движение и дыхание щенка в состоянии возбуждения. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

приподнялся, сел, и сразу же появились очень глубокие дыхательные движения. После включения вентиляции камеры дыхание обоих щенков пришло к норме. Таким образом, CO_2 в данном случае в концентрации 3.2%, действуя в течение 2 мин., вызвал у контрольного животного видимую дыхательную реакцию лишь через 1.5 мин. При меньших концентрациях (1.5—2%) дыхание у этого щенка в некоторых случаях совсем не изменялось. В то же время большие дозы CO_2 (4—5%) вызывали у обоих щенков резко оборонительную реакцию: они вскакивали, пронзительно кричали, лаяли, чего никогда не наблюдалось у взрослых собак. Если же небольшие дозы CO_2 вводились во время сильного возбуждения как оперированных, так и неоперированных щенков, то в большинстве случаев они затихали и дыхание их становилось спокойным и ровным (рис. 5).

Таким образом, данные, полученные во 2-й серии исследований указывают на несовершенство регуляции дыхания у щенков в ранней онтогенезе, которое выражалось в неустойчивости, некоординированности дыхательных реакций. Различий в чувствительности к углекислому газу у щенков, лишенных дистантных рецепторов до прозревания, и контрольных обнаружить в первые месяцы их жизни не удалось.

Таким образом, значительное нарушение регуляции дыхания и снижение чувствительности к углекислому газу после выключения дистантных рецепторов (как это теперь доказано) является следствием резкого падения тонуса коры головного мозга у взрослых собак. Вместе с тем роль коры головного мозга, ее тонуса на разных стадиях онтогенеза неодинакова. Поэтому выключение дистантных рецепторов на ранних стадиях онтогенеза, а тем более до прозревания, не оказывает существенного влияния на деятельность дыхательной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С., XV Междунар. физиол. конгр., Тез. сообщ., М.—Л., 1935.
 Айрапетьянц Э. Ш., Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 5, 1955.
 Айрапетьянц Э. Ш., сб. «Проблемы физиологии центральной нервной системы» посвящ. 70-летию акад. К. М. Быкова, Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.
 Айрапетьянц Э. Ш. и Н. А. Моисеева, сб. «Проблемы физиологии раннего постнатального периода человека и млекопитающих», Либлице у Праги 1956.
 Айрапетьянц Э. Ш. и Н. А. Моисеева, Бюлл. exper. биол. и медиц. т. XLIV, № 10, 1957.
 Галкин В. С., Арх. биол. наук, т. XXXIII, в. 1—2, 1933.
 Иванов Ю. Н., Тр. Куйбыш. медиц. инст., «Физиология и патология регуляции дыхания и кровообращения», Куйбышев, 1957.
 Кисляков В. А., Журн. высш. нервн. деят., т. VI, в. 3, 1956.
 Лобанова Л. В., Шестнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., М.—Л., 1953.
 Лобанова Л. В., Докл. Акад. наук СССР, т. 108, № 2, 1956.
 Лобанова Л. В., Докл. Акад. наук СССР, т. 115, № 4, 1957.
 Моисеева Н. А., Матер. Третьей научн. конфер. по вопр. возрастн. морфол. физиол. и биохим., Тез. М., 1957.
 Погребкова А. В., Докл. Акад. наук СССР, т. XXIII, № 1, 1950.
 Погребкова А. В., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. 1, 1952а.
 Погребкова А. В., сб. «Вопросы физиологии interoцепции», т. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1952б.
 Погребкова А. В., Докл. Акад. наук СССР, т. 121, № 6, 1958.
 Сергиевский М. В., Регуляция дыхания корой головного мозга. М., 1955.
 Сергиевский М. В. и Ю. П. Иванов, Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 2, 1958.
 Сергиевский М. В., Н. П. Михайлова и В. П. Мачинская, сб. «Проблемы физиологии центральной нервной системы», посвящ. 70-летию акад. К. М. Быкова, Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗУЧЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ И ПОРОДНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ
ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У КУР**

В. В. ПОНОМАРЕНКО

(Лаборатория физиологии низших животных.
Заведующий — М. Е. Лобашев)

Вопрос о существовании связи между особенностями высшей нервной деятельности и хозяйственно полезными признаками домашних животных представляет теоретический и практический интерес. Рядом авторов отмечалась связь некоторых полезных признаков сельскохозяйственных животных со свойствами высшей нервной деятельности. На лошадях такие данные получили И. Д. Манаков и Д. А. Волков (1951), И. С. Яковлев (1953), М. С. Касумов (1955), Н. Ф. Попов и Н. А. Сафонов (1955), Г. В. Паршутин (1955), на коровах — Г. И. Лазарев (1955), Э. П. Кокорина (1956), В. Ф. Красота (1956) и др.

Однако в поисках связи между продуктивностью и свойствами высшей нервной деятельности животных многие авторы использовали очень произвольное и ориентировочное определение этих свойств. Между тем анализ такой связи требует полного и детального изучения особенностей нервных процессов, на основе которого физиологи должны дать краткие и приемлемые в условиях хозяйства способы их определения.

Детальное изучение высшей нервной деятельности представляет большой интерес и в плане изучения эволюционной физиологии. Домашние животные подверглись длительной селекции в отношении их биологии и ряда безусловных рефлексов.

Между тем в целом ряде работ была обнаружена связь между типологическими свойствами животных и характером протекания некоторых безусловных рефлексов (Васильев, 1948; Волкинд, 1949; Лейбсон, 1954, и др.). Поэтому большой интерес приобретает изучение высшей нервной деятельности у пород животных внутри одного вида, различающихся по направлению продуктивности и характеру безусловных рефлексов (Лобашев, 1956). С этой точки зрения было предпринято исследование свойств высшей нервной деятельности у различных пород кур (Пономаренко, 1958а, 1958б).

Настоящая работа касается разработки методических приемов определения особенностей свойств высшей нервной деятельности в применении к курам. Породные и индивидуальные вариации условнорефлекторной деятельности у кур еще не подвергались систематическому анализу. Имеется лишь краткое упоминание Ю. П. Фролова (1937) о том, что в его лаборатории Л. С. Горшелевой проводилось определение типологических свойств высшей нервной деятельности кур, но об этих результатах судить нельзя, поскольку они нигде не опубликованы.

Нами было предпринято детальное изучение свойств основных нервных процессов кур с применением специальных испытаний на основе камерной методики двигательных пищевых условных рефлексов (Бару, 1953) и укороченное определение этих свойств по методике свободной побежки (Гуревич и Колесников, 1955).

Методика

Изучение индивидуальных вариаций свойств высшей нервной деятельности было начато в 1955 г. (Пономаренко, 1956). Сначала опыты проводились по камерной методике двигательных пищевых условных рефлексов, несколько усовершенствованной нами.

Показателем условного рефлекса служило специально вырабатываемое движение — пажим клювом на подвижный диск. Условными раздражителями являлись световые сигналы. Положительные и отрицательные сигналы были уравнены по интенсивности освещения, они чередовались друг с другом через 2-минутные интервалы 4 раза в опыте. Раздражитель действовал в течение 10 сек. Если за это время условной двигательной реакции не было, то его действие продолжалось до ее совершения, но не более чем 30 сек. Пищевое подкрепление подавалось сразу же после условнорефлекторного движения, после 30 сек. клевания кормушка убиралась, учитывалось количество съеденного в опыте корма. Количество межсигнальных реакций и количество подходов во время опыта к кормушке регистрировалось автоматически при помощи электромагнитного счетчика. Условный рефлекс характеризовался относительной величиной, пропорциональной скорости осуществления двигательной условнорефлекторной реакции. Практически она вычислялась вычитанием латентного периода реакции из времени максимального действия раздражителя, т. е. 30 сек. Величина условнорефлекторной реакции характеризовалась средним значением таких величин за опыт.

Подопытные животные выращивались и содержались в одинаковых условиях и были одинакового возраста. Кормились куры без ограничения, количество поедаемого за сутки корма периодически учитывалось. До опыта куры пищи не получали. Перед опытом каждое животное взвешивалось. Всего в течение 1955—1958 гг. было исследовано 57 животных.

О свойствах основных нервных процессов судили на основании величин условных рефлексов и их изменения при различных специальных испытаниях. Для оценки достоверности этих изменений в ряде случаев, там, где это позволяло количество измерений, применялась статистическая обработка данных по методу малых выборок.

Для оценки силы возбудительного процесса применялись следующие специальные испытания.

1. Повышение пищевой возбудимости путем частичного голодания. Животные получают пищу лишь на опыте в виде безусловного подкрепления, что составляет примерно 15—20% их обычного рациона. Максимальная продолжительность голодания, которая испытывалась, равнялась 6 дням. Но на 5—6-й день куры начали расклевывать несенные яйца, поэтому в качестве испытания применялось голодание в течение 4 дней.

2. Понижение пищевой возбудимости. Животное кормилось досыта и спустя 20 мин. бралось на опыт. Это испытание проводилось 3 дня подряд.

3. Увеличение физической интенсивности положительного раздражителя в 10 раз. Это испытание проводилось 3 дня подряд для того, чтобы выяснить, является ли снижение рефлексов результатом запредельного торможения или же следствием внешнего торможения от ориентировочной реакции в ответ на изменение силы раздражителя.

4. Применение постороннего раздражителя одновременно с действием положительного в течение 2 опытов подряд. В качестве такого раздражителя применялся тон звукового генератора частотой 500 гц и силой 60 дб. Он включался за 3 сек. до начала действия положительного раздражителя и оставался включенным до прекращения действия последнего. Таким посторонним раздражителем сопровождалась все применения положительного раздражителя в опыте, кроме первого. Это двухдневное испытание проводилось дважды. Анализ результатов опытов показывает, что наиболее эффективным является первое двухдневное испытание, которым и можно ограничиться.

Кратковременные единичные пробы на силу возбудительного процесса — применение до опыта трещотки, укорочение и удлинение продолжительности интервалов между раздражителями, а также отмена положительных и тормозных сигналов в опыте оказались мало эффективными и служили лишь дополнением при анализе индивидуальных особенностей силы этого процесса.

Хорошим показателем силы возбудительного процесса является величина положительных рефлексов в нормальных (фоновых) опытах и ее стабильность. Последняя

характеризовалась числовым показателем — коэффициентом вариации величины рефлексов. Куры, обладающие наиболее высокими величинами рефлексов, имеют обычно и наименьший коэффициент вариации, и большую их стабильность. У них же по большинству примененных проб оказывается наилучший по силе возбудительный процесс.

Сила тормозного процесса исследовалась на основании величин реакций в ответ на применение дифференцировочного раздражителя в норме и при повышении пищевой возбудимости (чем меньше эта величина, тем сильнее тормозный процесс). Кроме того, применялось общепринятое испытание на силу тормозного процесса — увеличение продолжительности действия дифференцировочного раздражителя до 5 мин. Это последнее испытание в наших опытах при повторении дало сильно колеблющиеся результаты и поэтому может служить лишь как дополнение к предыдущим показателям.

Для изучения подвижности нервных процессов применялось два теста: одновременная двусторонняя переделка сигнального значения ассоциированной пары раздражителей и изменение порядка следования раздражителей в стереотипе. Переделка сигнального значения раздражителей является хорошим тестом на подвижность нервных процессов. По ее характеру можно судить также и об их уравновешенности. Проба с изменением порядка следования раздражителей в стереотипе проводилась таким образом, что в первой половине опыта подряд применялся тормозный раздражитель, а во второй — положительный. Эта проба не дала четких результатов.

Об уравновешенности нервных процессов судили на основании характера переделки сигнального значения раздражителей, соотношения величин отрицательных и положительных условных рефлексов и хода угашения межсигнальных реакций.

Результаты исследований

Межпородные различия в свойствах высшей нервной деятельности

Результаты исследований свойств высшей нервной деятельности у кур пород русская белая, плимутрок и австралорп были описаны нами ранее (Пономаренко, 1958а).

Здесь приводятся данные изучения свойств высшей нервной деятельности у кур породы леггорн и первомайская, производившегося в камере по методике пищевых двигательных условных рефлексов. Порода леггорн относится к яйценоской разновидности, первомайская — относительно недавно созданная порода — сочетает хорошие показатели яйценоскости с большим живым весом. Каждая породная группа состояла из 6 животных.

В табл. 1 приводятся некоторые показатели этих породных групп. Данные условнорефлекторной деятельности статистически обрабатывались. Достоверность различий выражалась в процентах. Различия с вероятностью менее 95% считались недостоверными. В табл. 2 приводятся данные по показателям, наиболее аффективным для выявления свойств основных нервных процессов.

ТАБЛИЦА 1

Показатели	Леггорн	Перво- майская
Живой вес (в кг)	1.6—1.9	2.2—2.5
Поедаемость корма (г) на живой вес	144	125
Продолжительность состояния животного гипноза	6 м. 56 с.	2 м. 52 с.

Как видно из табл. 2, у кур породы леггорн наблюдается более низкая величина условных рефлексов в норме и в ряде специальных испытаний.

У первомайской породы кур показатели силы возбудительного процесса более высокие.

Испытание силы тормозного процесса при повышении пищевой возбудимости показывает достоверное различие между породными группами кур; у кур первомайской породы выявляется более сильный тормозный процесс.

Переделка сигнального значения отрицательного раздражителя происходит с одинаковой скоростью у обеих пород, переделка же положительного рефлекса в тормозный, т. е. образование новой дифференцировки происходит значительно дольше у кур породы леггорн. Это свидетельствует о значительно большей неуравновешенности нервных процессов у кур породы леггорн. Преобладание возбудительного процесса над тормозным у этой группы кур выявляется и соотношением величин отрицательных и положительных условных рефлексов (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Показатели свойств нервных процессов		Леггорн	Первомайская	Достоверность
Сила возбудительного процесса				
Средняя величина рефлекса на положительный раздражитель (в усл. ед.).	в норме	23.3 ± 0.67	25.3 ± 1.3	—
	при повышении пищевой возбудимости . .	26.0 ± 1.0	26.9 ± 1.2	—
	при понижении пищевой возбудимости . .	16.5 ± 0.7	20.0 ± 0.5	97
	при увеличении физической силы раздражителя	12.2 ± 3.7	22.2 ± 2.3	97
	при действии постороннего раздражителя	12.6 ± 2.1	22.2 ± 1.7	99
Сила тормозного процесса				
Средняя величина рефлекса на дифференцировочный раздражитель при повышении пищевой возбудимости (в усл. ед.)		14.1 ± 1.5	7.9 ± 1.9	99,6
Подвижность нервных процессов				
Количество опытов до полной переделки сигнального значения	отрицательного раздражителя	10.2 ± 5.0	8.8 ± 0.4	—
	положительного раздражителя	24.5 ± 3.7	16.0 ± 2.9	96
Отношение величины отрицательного рефлекса к величине положительного при повышении пищевой возбудимости (в %)		55.1 ± 12.1	29.5 ± 4.5	95

Анализ приведенных данных позволяет сделать вывод о различии свойств высшей нервной деятельности у исследованных породных групп кур. Куры первомайской породы обладают более сильными и уравновешенными нервными процессами.

Кроме камерного метода изучения высшей нервной деятельности с применением специальных испытаний, проводилось укороченное изучение ее в условиях свободного передвижения животных в вольере.

Использовалась методика выработки двигательных пищевых условных рефлексов (побежки) на место подкрепления, сходная с разработанной З. Х. Гуревичем и М. С. Колесниковым (1955) для собак. Аналогичная методика была применена Л. Б. Айзинбудасом (1953) для изучения высшей нервной деятельности крупного рогатого скота и свиней. Эта методика в применении к сельскохозяйственным животным очень удобна из-за простоты и быстроты проведения исследований.

В эти опыты были взяты представители трех пород кур: русская белая, плимутрок и австралорп. По результатам испытаний, ранее произведенных нами на этих курах камерным способом, у них были установлены межпородные различия высшей нервной деятельности (Пономаренко, 1958а). Опыты по методике свободной побежки проводились в 3 этапа: 1) выработка положительного условного рефлекса (побежки) на определенные места кормления; 2) дифференцирование мест подкрепления; 3) одновременная двусторонняя переделка рефлексов на места подкрепления. Опыты проводились в открытой вольере, в которой животные никогда раньше не бывали. До опыта куры не кормились. В двух симметричных местах, расположенных на расстоянии 7.5 м от лаза, через который выпускались животные, помещались две кормушки. Корм курица могла увидеть лишь в тот момент, когда она подходила к самой кормушке.

На 1-м этапе вырабатывалась побежка к обоим кормушкам. Время, в течение которого курица добегала до кормушки, регистрировалось по секундомеру. В течение опыта производилось 5 впусков курицы в вольеру. После поедания корма животное выгонялось из вольеры и снова выпускалось спустя 1.5—4 мин. После первого впуска животное находилось в вольере до тех пор, пока оно случайно само не находило корм. При последующих впусках, если курица не подходила к кормушкам в течение 5 мин., она удалялась и рефлекс считался отсутствующим. Все животные уже в первый опытный день после 1—2 впусков бежали к какой-либо из кормушек и, съев там корм, переходили к другой.

После укрепления условных рефлексов на оба места кормления переходили ко 2-му этапу — выработке дифференцировки. В месте, которое животное обычно посещало первым, кормление отменялось. Когда спустя несколько опытов курица совершала побег лишь к одной кормушке с кормом, переходили к 3-му этапу — одновременной двусторонней переделке рефлексов на места кормления. По показателям скорости побежки к кормушке (в см/сек.) при каждом впуске в вольеру были составлены графики и проведены сравнения полученных данных с характеристиками основных свойств нервных процессов породных групп.

По результатам специальных испытаний, проведенных в камере, наилучшие показатели по силе нервных процессов, подвижности и уравновешенности были у кур русской белой породы. Куры породы плимутрок, имея сильный возбудительный процесс, отличались неуравновешенностью нервных процессов. Они отставали от русских белых кур по силе тормозного процесса. Представители породы австралорп по сравнению с русскими белыми курами обладали более слабым процессом возбуждения и низкой подвижностью нервных процессов.

В опытах по методике свободной побежки оказалось, что скорость побежки кур к месту кормления (один из основных показателей силы возбудительного процесса, по Гуревичу и Колесникову) в большой мере зависит от веса, конституции и породы кур.

Соотношение между весом животных и средней скоростью побежки, вычисленное из 20 опытов (в см/сек.), было следующим:

Живой вес куры	Средняя скорость побежки
1.5—1.9 кг	83
2.0—2.5 »	70
2.6—3.0 »	45

В табл. 3 приводятся данные по межпородным различиям скоростей побежки. Только у животных одной породы, имеющих одинаковый вес, можно обнаружить связь между абсолютной скоростью побежки и силой возбуждательного процесса.

Таким образом, скорость побежки связана как со свойствами центрального отдела двигательного анализатора (и в этом случае она может быть скоррелирована с силой возбуждательного процесса), так и с конституциональными признаками животных, в частности строением самого двигательного аппарата (костяка и мышц). Это необходимо учитывать при работе с сельскохозяйственными животными, в особенности при изучении различных пород. У них различие в конституции может оказаться решающим в определении скорости побежки.

Показателем силы возбуждательного процесса в опытах на курах может служить стабильность скорости побежки.

ТАБЛИЦА 3

Показатели	Породы кур		
	русская белая	плимутрок	австралорп
Средняя скорость побежки к подкрепляемому месту (в см.сек.)	93.5	42.2	64.0
Количество опытов, потребовавшееся для выработки дифференцировки	5—10	8—16	9—11
Отношение скорости побежки к неподкрепляемому месту к скорости побежки к кормушке с кормом (в %)	5.7	15.0	4.3
Количество впусков, потребовавшееся для полной переделки рефлексов при перемене мест подкрепления	18—50	26—54	41—55

В табл. 3 приведены и показатели силы тормозного процесса: скорость образования дифференцировки и прочность ее (отношение скорости побежки к неподкрепляемому месту к скорости побежки к кормушке с кормом). Они совпадают с характеристиками тормозного процесса данных пород, полученными в камере.

Характер переделки двигательных рефлексов при свободной побежке оказался таким же, как и в опытах, проведенных по камерной методике. Следует заметить, что характеристика свойств высшей нервной деятельности, установленная на основании специальных испытаний в камере, является все же более тонкой и полной, особенно это касается силы возбуждательного процесса. Результаты ускоренной методики определения свойств высшей нервной деятельности, хотя и повторяют характер полученных ранее межпородных различий, не всегда совпадают с характеристикой индивидуальных особенностей этих свойств.

Методику свободной побежки можно рекомендовать в том случае, когда требуется установить наиболее общие различия в свойствах нервных процессов между большими группами животных.

Выводы

1. Камерная методика изучения двигательных пищевых условных рефлексов вполне пригодна для проведения испытаний основных свойств нервных процессов у кур. Наилучшим образом характеризуют свойства нервных процессов те показатели, которые получены из длительных испытаний.

2. Обнаружены различия в свойствах высшей нервной деятельности между породами кур леггорн и первомайская. Куры первомайской породы обладают более сильными и уравновешенными нервными процессами.

3. Для общей характеристики свойств высшей нервной деятельности может применяться методика свободной пробежки.

Результаты определения свойств высшей нервной деятельности по этой методике повторяют характер выявленных ранее межпородных различий у кур русская белая, австралорп и плимутрок.

4. Скорость пробежки животного к кормушке может служить характеристикой силы возбуждательного процесса только у животных одной породы и с одинаковым весом.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзипбудас Л. Г., Совещ. по физиол. сельскохозяйств. животных, Тез. докл., М.—Л., 1953.
- Зару А. В., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. II, 1953.
- Засильев М. Ф., Тр. Физиол. лабор. им. И. П. Павлова, т. XIV, 1948.
- Золкинд Н. Я., Тр. Физиол. лабор. им. И. П. Павлова, т. XVI, 1949.
- Туревич Б. Х. и М. С. Колесников, Физиол. журн. СССР, т. XLI, № 3, 1955.
- Сасумов М. С., Второе совещ. по физиол. сельскохозяйств. животных, Тез. докл., М.—Л., 1955.
- Сокорина Э. П., Докл. Акад. наук СССР, т. 108, № 4, 1956.
- Срасота В. Ф., Совещ. по проблеме индивид. развития сельскохозяйств. животных, Тез. докл., Киев, 1956.
- Газарев Г. И., VIII Всесоюзн. съезд физиол., биохим., фармакол., Тез. докл., М., 1955.
- Хейбсон Л. Г., Журн. высш. нервн. деят., т. IV, в. 4, 1954.
- Гобашев М. Е., Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 2, 1956.
- Ианакон И. Д., Д. А. Волков, Коневодство, № 6, 1951.
- Гаршутин Г. В., Второе совещ. по физиол. сельскохозяйств. животных, Тез. докл., М.—Л., 1955.
- Гонимаренко В. В., Совещ. по вопр. эволюц. физиол. нервн. сист., Тез. и рефер. докл., Л., 1956.
- Гонимаренко В. В., Докл. Акад. наук СССР, т. 118, № 3, 1958а.
- Гонимаренко В. В. Изучение свойств высшей нервной деятельности у кур разных пород. Автореферат дисс., Л., 1958б.
- Попов Н. Ф. и Н. А. Сафонов, Научн. конфер. по физиол. и патофизиол. сельскохозяйств. животных, Тез. докл., Москва—Кузьминки, 1955.
- Дролов Ю. П., VI Всесоюзн. съезд физиол., биохим. и фармакол., Докл., Тбилиси, 1937.
- Иковлев И. С., Шестнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., М.—Л., 1953.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РЫБ
ПРИ МНОГОКРАТНОМ ПРИМЕНЕНИИ В ОПЫТЕ ОДНОГО
И ТОГО ЖЕ РАЗДРАЖИТЕЛЯ**

Н. В. ПРАЗДНИКОВА

(Лаборатория сравнительной физиологии высшей нервной деятельности.
Заведующий — Б. В. Павлов)

В проблеме изучения взаимоотношений между различными отделами головного мозга позвоночных исследователь сталкивается с вопросом о показателях, отражающих функциональное состояние отделов мозга, их тонус. В изучении этой проблемы на рыбах вопрос о тонусе мозга имеет особо важное значение. Не получая, например, при удалении переднего мозга рыб нарушений условных рефлексов, замыкающихся в мозжечке или в среднем мозгу, мы еще не можем отрицать полностью роли переднего отдела мозга для данного вида условнорефлекторной деятельности. Возможно, удаление переднего мозга скажется на общем тонусе вышеуказанных отделов мозга, на их работоспособности. В связи с этим возникает вопрос об изучении предела работоспособности тех отделов мозга, где происходит замыкание условных рефлексов.

В литературе имеется большое количество работ, где показано, что многократное применение одного и того же условного раздражителя в опытах на собаках приводит к снижению величины условных рефлексов на этот, а иногда и на другие раздражители с последующим полным выпадением данного условного рефлекса (Журавлев, 1928; Розенталь, 1932; Крамова, 1951, и др.). Этот факт большинство авторов рассматривает как явление торможения, развивающегося в результате истощения клеток соответствующего анализатора. Специальное исследование, проведенное в этом направлении на рыбах, имеется лишь у А. И. Карамяна (1953). Не давая описания условий, в которых получены факты, автор делает вывод о том, что у низших позвоночных, в том числе и у рыб, применение одного и того же раздражителя быстро приводит к патологическим нарушениям высшей нервной деятельности вследствие перенапряжения первых процессов. На основании такого вывода мы предположили, что при применении одного и того же раздражителя из опыта в опыт до того момента, пока животное не прекратит отвечать на условные сигналы, окажется возможным установить предел работоспособности того отдела мозга, где происходит замыкание изучаемого условного рефлекса у рыб.

В качестве подопытных объектов были использованы золотые рыбки, у которых нет желудка и которые могут есть корм длительное время. Кроме того, этот объект был нами хорошо изучен при постановке опытов обычной длительности с применением разных раздражителей.

Опыты проводились на 6 рыбах с использованием методики пищевых двигательных условных рефлексов и на 6 рыбах методикой оборонительных двигательных условных рефлексов.

Опыты с пищевыми двигательными условными рефлексам

При использовании этой методики (Праздникова, 1953) подопытные рыбы получали основную часть корма в опыте, который продолжался до тех пор, пока рыба не переставала отвечать на условный сигнал 5—6 раз подряд. После этого рыбе давался еще корм до тех пор, пока она не прекращала его есть. Учитывалось по весу, сколько корма было съедено в качестве подкрепления в опытах и сколько всего рыба съедала с отказа от корма. Опыт ставился одновременно на трех рыбах. Параллельно такими же порциями получали корм четыре контрольные рыбы. Условными раздражителями были: белый свет (от электролампы 96 или 75 вт, расположенной над аквариумом) или бульканье. Интервал между действием раздражителей варьировал от 30 сек. до 3 мин. Подкрепление (мотыль) подавалось с отставлением 10—15 сек., в среднем по 40—50 мг а один раз.

Было проведено несколько серий опытов. В первой серии (11 опытов в марте 1956 г.) применялось два сигнала — положительный (белый свет) дифференцировочный (зеленый свет) в ритмическом стереотипе +—, — и т. д. с интервалом в 2 мин. Оказалось возможным применять в течение опыта от 110 до 190 сигналов без каких-либо нарушений в протекании условнорефлекторной деятельности. Рыбы съедали в течение опыта от 73 до 95% всего дневного корма. Как правило, дифференцировки были всегда выдержаны, растормаживание наблюдалось редко, лишь в начале опыта.

Не останавливаясь долго на этой серии, мы перешли к постановке опытов, при которой многократно применялся один положительный сигнал — свет белый или бульканье. Эти опыты проводились в мае и июне 1956 г. В августе—октябре опыты не ставились, в это время рыбы получали корм до полного насыщения ежедневно. Затем опыты были вновь возобновлены и продолжались всю зиму 1956 г., весну и лето 1957 г. Оказалось, прежде всего, что пищевая возбудимость рыб как опытных, так и контрольных значительно колебалась от дня ко дню и в зависимости от времени года. На основании фактов, полученных в опытах всех сезонов, можно наметить определенную корреляцию между пищевой возбудимостью рыб и количеством условных реакций на пищевой сигнал. Так как результаты опытов на всех рыбах, несмотря на их индивидуальные особенности, имели одинаковую динамику, мы приводим данные всех серий опытов на рыбе № 34.

В мае—июле 1956 г. максимальное количество условных рефлексов в одном опыте у этой рыбы колебалось от 4 до 140, со средней величиной 44.3 ± 4.3 (среднее из 30 опытов). Количество съедаемого корма колебалось соответственно от 0.2 до 7.5 г. Мы не наблюдали никакой тенденции к снижению количества условнорефлекторных реакций к концу данной серии опытов. Наоборот, в июле, когда пищевая возбудимость была максимальной, наибольшим было и количество условных реакций. В опыте рыба съедала от 72 до 100% дневного корма. Затем последовал перерыв, в течение которого рыба только получала корм. В этот период наблюдалось постепенное снижение количества съедаемого корма. В сентябре—октябре рыба не съедала в день больше 4 г. Опыты возобновились во второй поло-

вине октября, и характер условнорефлекторной деятельности был совершенно иным, чем летом. На условный сигнал рыба отвечала вяло, с большим латентным периодом. Лишь в одном опыте мы получили 40 условнорефлекторных реакций на условный раздражитель. Чаще всего, ответы 5—10 раз, рыба уплывала в дальний угол аквариума и к кормушке и подплывала. После опыта в течение дня рыба еще ела, но менее интенсивно, чем летом. В этот период среднее количество условнорефлекторных реакций из 16 опытов было 14.2 ± 2.7 . Лишь с марта 1957 г. количество и в опыте стало возрастать и в течение июня—июля колебалось от 12 до 180, в среднем 88.5 ± 6 за 45 опытов. Количество съедасмого корма в опыте доходило до 8 г. Исследования этой серии показали, что максимальное количество условных реакций на один и тот же раздражитель, особенно весной и летом, определяется состоянием пищевой возбудимости рыбы. Для подтверждения этой зависимости было проведено несколько проб. В первой пробе корм давался разными порциями, от 150 до 15 мг в одно подкрепление (но равными порциями в одном опыте). Соответственно были получены результаты по количеству условнорефлекторных реакций — от 25 до 300 в одном опыте, после которого рыба больше не ела. В опыте, где корм давался маленькими порциями, сигналы применялись не через 2 мин., как обычно, а через 1 мин. или через 30 сек. Никаких изменений в характере условнорефлекторной деятельности не наблюдалось. В другой пробе рыба получала корм перед опытом. Как правило в опыте на условный раздражитель адекватных реакций не было. Общий характер условнорефлекторной деятельности двух рыб отмечен в диаграмме на рис. 1.

В следующих трех сериях опытов мы усложнили задачу.

В одной серии в опыте применялось 2 сигнала — белый свет и бульканье, с подкреплением у разных кормушек. Рыбы четко, хотя и с некоторым удлиненным латентным периодом, отвечали на сигналы условнорефлекторной реакцией у соответствующих кормушек. Генерализации в двигательном анализаторе, подобной той, которая имеет место в опытах на собаках и обезьянах (Кологривова, 1956; Норкина, 1956), не наблюдалось. Такое усложнение задачи не вызвало ухудшения условнорефлекторной деятельности.

В другой серии опытов условный раздражитель — белый свет — подкреплялся через один раз, т. е. после 1-го, 3-го, 5-го и т. д. его применения. Несмотря на то, что в таком порядке раздражитель был использован 300 раз, в условнорефлекторной реакции не наблюдалось соответствующего ритма — она имела место при каждом применении раздражителя. Количество двигательных рефлексов в этих опытах было таким же, как и в предыдущих.

В следующей серии опытов было применено отставление подкрепления на 30 сек. (вместо обычных 10—15 сек.). Эта серия заслуживает особого внимания, так как только в этих условиях опыта мы получили ухудшение условнорефлекторной деятельности. Влияние длительного отставления было исследовано на четырех рыбах, на одной — зимой и весной, на одной — зимой, весной и летом и на двух — только летом.

У рыбы № 39 (зимняя серия опытов) уже в первый день наблюдалось удлинение латентного периода условной реакции — с 5—6 до 15—20 сек. а на 4-й день заметно снизилось количество ответов в опыте. С 5-го опытного дня в течение 3 опытов рыба осуществила не более 5 условных реакций в опыте с латентным периодом в 20—30 сек. Условные рефлексыв исчезали после 150 применений условного сигнала (свет белый) с отстав

ением в 30 сек. При применении сигнала с обычным отставлением (15 сек.) первый же день наблюдалось восстановление прежней величины латентного периода (6—7 сек.) и общего количества условных рефлексов в опыте (5—50). Через 4 дня отставление вновь было увеличено до 30 сек. Снижение количества рефлексов до 0 происходило с колебаниями. Окончательное прекращение ответов наступило на 9-й день (после 110 применений словного сигнала с 30-секундным отставлением). Восстановление произошло на 2-й день применения совпадающих раздражителей. Результаты

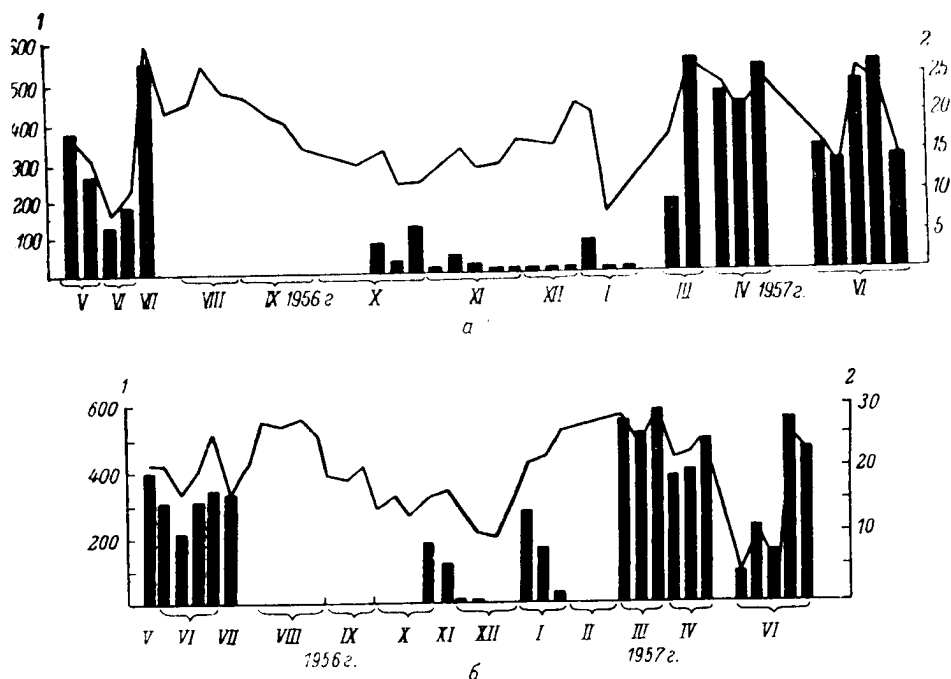


рис. 1. Динамика условнорефлекторной деятельности и пищевой возбудимости в различные сезоны года у золотой рыбки № 34 (а) и у рыбки № 39 (б).

По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат: 1 — количество ответов, 2 — вес корма (в г). Столбики — общее количество условнорефлекторных реакций за 5 опытов. Точки кривой — общее количество съеденного корма за 5 дней.

описанных опытов представлены на рис. 2. Весной (март—апрель) на этой же рыбе были вновь дважды повторены опыты с отставлением подкрепления на 30 сек. Теперь этому испытанию подвергся рефлекс на бульканье. Результаты были аналогичны вышеописанным. Снижение количества рефлексов до 0, начавшись на более высоком фоне условнорефлекторной деятельности, чем в опытах зимнего периода, наблюдалось также на 5—6-й опытный день, хотя и после большего количества сигналов, отставленных на 30 сек. (170 и 300). Характерно, что рыба не отвечала только на данный сигнал, в то время как очень четко реагировала на действие совпадающего раздражителя (свет белый). Восстановление условных рефлексов происходило так же быстро, как и в зимний период.

На рыбе № 34 опыты, проведенные зимой, дали аналогичные результаты. Однако результаты исследований на этой рыбе, полученные летом, оказались иными. На этот раз применение условного светового сигнала

с отставлением в 30 сек. в течение 11 дней не вызвало снижения количества условных рефлексов и после 930 проб.

На рыбе № 45 условный раздражитель — белый свет — с отставлением в 30 сек. впервые был применен в июле 1957 г. Падение условных рефлексов до нуля произошло на 10-й день (после 157 применений условного сигнала). Восстановление рефлексов произошло на 4-й день после применения того же раздражителя с отставлением в 10—15 сек.

На рыбе № 2 в летних опытах сближение количества условных рефлексов при отставлении в 30 сек. шло с колебаниями. Первый нуль был получен на 5-й опытный день (после 108 применений отставленного сигнала).

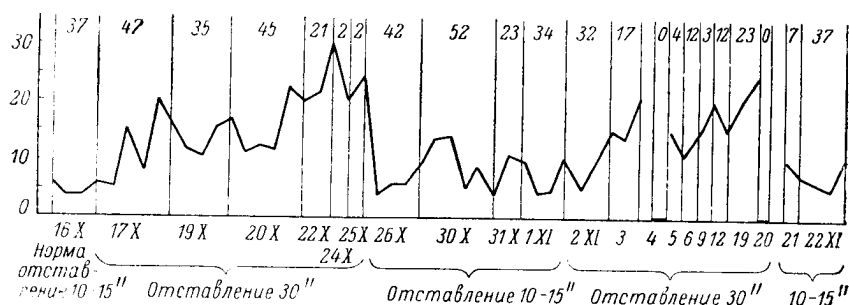


Рис. 2. Характер условнорефлекторной деятельности при различных отставлениях подкрепления у рыбы № 39.

По оси ординат — средняя величина латентного периода из каждых 10 условных реакций (в сек.); по оси абсцисс — дни опытов. Цифры над кривой указывают количество условнорефлекторных реакций в опыте.

нала). Затем количество условных рефлексов в опыте вновь возросло до 120 (наибольшее количество для этой рыбы). Полное прекращение условных реакций произошло на 11-й день, после 345 применений раздражителя с отставлением в 30 сек. Восстановление рефлексов протекало также волнообразно.

В заключительной серии опытов летнего периода были установлены так называемые оптимальные условия опыта для всех наших подопытных рыб. Сигнал применялся 50 раз в опыте. Вес корма, даваемого в качестве подкрепления, не превышал 3 г (что составляло 50% максимального количества, т. е. того, что рыба могла съесть за день); больше в этот день рыба корма не получала. В течение 14 дней наблюдалась ровная картина условнорефлекторной деятельности — количество условных реакций колебалось от 46 до 50 в опыте.

Опыты с оборонительными условными рефлексами

Опыты с применением оборонительной методики были начаты зимой 1956 г. В связи с прекращением ответов на свет и бульканье при пищевом подкреплении перед нами возник вопрос о том, что, может быть, произошло падение работоспособности головного мозга рыб в результате многократного раздражения одним и тем же условным сигналом. Правда против такого предположения свидетельствовали некоторые факты. В частности, нам не удалось восстановить пищевые рефлексы, имевшиеся ранее на эти сигналы у рыб, которые в данных опытах служили контрольными. Не удалось также выработать подобные пищевые условные рефлексы

контрольных рыб, до этого не использованных в подобных опытах. Но вместе с тем было интересно выяснить, можно ли этот же раздражитель — свет — сделать условным сигналом оборонительного двигательного рефлекса и как будет сказываться многократное применение одного и того же условного раздражителя на характере оборонительных условных рефлексов. Была применена методика оборонительных условных рефлексов с кожно-механическим подкреплением, которым служил лег-



Рис. 3. Общий вид экспериментального аквариума, используемого при изучении оборонительных условных рефлексов.

кий удар по телу рыбы металлическим гребешком, вращающимся в аквариуме. Общий вид аквариума представлен на рис. 3. При включении или выключении света (электрической лампы 96 или 275 вт) рыба должна была уплывать из освещенной половины аквариума в затемненную, или наоборот. Длительность действия сигнала в этих опытах составляла 10 сек. Вначале подкрепление давалось на 5-й секунде, но когда рефлекс уже был выработан и рыба в течение 6—7 сек. осуществляла рефлекторное движение, подкрепление не давалось. Интервал между действием сигналов был равен 1 мин. или 30 сек.

В этой серии опытов была использована одна рыба из предыдущей серии, две рыбы, у которых ранее был выработан пищевой рефлекс на свет, не проявлявшийся в это время года, и две рыбы, у которых в этот период времени пищевой условный рефлекс на свет выработать не удалось.

Не описывая подробно хода выработки оборонительных условных рефлексов у этих рыб, отметим лишь, что рефлексы вырабатывались быстро, в первом опыте, и подкрепление приходилось применять редко.

Наши наблюдения показали, что 200, 300 и даже 500 применений условного раздражителя (с интервалом в 30 сек.) в одном опыте не яв-

ляются предельными. В дальнейшем мы применяли в день по 100 сигналов. В течение всей серии опытов условный раздражитель применялся с 2000 до 4000 раз. Наблюдая большие индивидуальные различия между рыбами в характере условнорефлекторной деятельности (величина латентного периода, характер переделок и т. д.), мы ни в одном случае не получили каких-либо признаков нарушения высшей нервной деятельности подопытных рыб в результате применения большого количества одних и тех же раздражителей.

Кроме того, по оборонительной методике на всех рыбах было проведено по 20 опытов с отставлением подкрепления на 30 сек. Результаты этих опытов у разных рыб оказались различными, но общим было то, что ни у одной рыбы не произошло уменьшения количества условных рефлексов, как это наблюдалось в опытах с пищевыми условными рефлексами.

Обсуждение результатов

Приведенный экспериментальный материал позволяет считать, что максимальное количество условнорефлекторных ответов на один и тот же раздражитель ни при пищевом, ни при оборонительном подкреплении не может служить для определения предела работоспособности головного мозга исследованных рыб. В наших опытах удалось установить четкую связь этого показателя с пищевой возбудимостью в весенне-летний период, зимой эта корреляция отсутствовала. Снижение условнорефлекторной деятельности в октябре—декабре месяцах оказалось для нас неожиданным, так как ни в одной из предыдущих наших работ с рыбами этого не наблюдалось. Мы полагаем, что отмеченное явление можно объяснить различными условиями опытов. В проводимых ранее исследованиях рыбы никогда не получали корм до полного насыщения. Поэтому пищевая возбудимость зимой была достаточно высокой, чтобы ее влияние не сказалось на опытах, в которых применялось не более 20 условных раздражителей с подкреплением. В опытах описанных выше серий рыбы получали корм до полного насыщения каждый день и к зиме, очевидно, приобрели такую упитанность, при которой могли существовать долгое время или совсем без корма, или обходиться незначительными его количествами. Даже 15-дневное голодание, проведенное в это время, не вызвало повышения пищевой возбудимости. То, что результаты, полученные в опытах, проведенных весной и летом 1957 г., оказались сходными с данными опытов этого же периода 1956 г., подтверждает указанную зависимость.

Результаты наших исследований на золотых рыбках, полученные с помощью пищевой и оборонительной методик, не подтвердили положения А. И. Карамяна, высказанного им в работе «Об особенностях патологии высшей нервной деятельности у низших позвоночных» (1953), где автор указывает на неизбежность угашения с подкреплением вследствие перенапряжения нервных процессов при частом повторении одного и того же раздражителя. Нами применялись как раз те приемы, которые по мнению автора, вызывают патологические нарушения высшей нервной деятельности у рыб: 1) увеличение количества условных раздражителей в одном опыте (в наших опытах применялось до 100 и даже до 500 раздражителей); 2) длительное применение одного и того же раздражителя (мы применяли условный раздражитель от 2.5 до 7 тысяч раз); 3) увеличение количества отрицательных раздражителей в опыте (дифференцированный раздражитель применялся нами до 95 раз в опыте). При этом мы ни разу не отметили каких-либо патологических нарушений в высшей

ервной деятельности подопытных рыб. По-видимому, исследования И. Карамяна на рыбах имеют какую-то методическую погрешность, казать на которую мы не можем, так как автор не приводит детальных материалов собственных исследований на рыбах, а ограничивается лишь выводами.

На наш взгляд чрезвычайно интересными являются результаты опытов при отставлении подкрепления от начала действия условного раздражителя на 30 сек. Однако полученный материал является еще недостаточным для выяснения механизма затормаживания условных рефлексов этих условиях опыта. Накопление фактов по данному вопросу составляет одну из задач наших дальнейших исследований на рыбах.

Выводы

1. Многократное применение одного и того же раздражителя в опыте отставлением безусловного подкрепления на 10—15 сек. не приводит рыб к угашению с подкреплением.
2. Максимальное количество условных реакций в одном опыте определяется пищевой возбудимостью изучаемых рыб и вследствие изменения последней колеблется от опыта к опыту и значительно изменяется в различные сезоны года. Количество условных реакций в данном случае отражает состояние пищевой возбудимости рыб и поэтому не может служить для выяснения предела работоспособности головного мозга рыб.
3. В исследованиях на рыбах можно применять в течение одного опыта 0—50 условных раздражителей, при том условии, чтобы общее количество пищевого подкрепления за опыт не превышало 50% количества корма, которое рыба может съесть в течение всего дня.

ЛИТЕРАТУРА

- Куравлев П. Н., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. III, в. 1, 1928.
 Карамян А. И., Физиол. журн. СССР, т. XXXIX, № 5, 1953.
 Гологринова Ю. Г. К вопросу о взаимодействии двигательных пищевых условных рефлексов. Автореф. дисс. Л., 1956.
 Крамова А. А., сб. «Физиология процессов утомления и восстановления» (Тр. Конфер. Каф. норм. физиол. Киевск. медич. инст.), Киев, 1951.
 Норкина Л. И., Журн. высш. нервн. деят., т. VI, в. 5, 1956.
 Праздникова П. В., Журн. высш. нервн. деят., т. III, в. 3, 1953.
 Розенталь И. С., Арх. биол. наук, т. XXXII, в. 3, 1932.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ**

А. Д. СЛОНИМ

(Лаборатория экологической физиологии. Заведующий — А. Д. Слоним)

Автор совместно с коллективом сотрудников имел возможность и в протяжении почти 25 лет систематически изучать вопросы физиологии приспособления млекопитающих к условиям существования в природе. Эта работа, начатая по инициативе академика К. М. Быкова еще в 1933 г. в Сухуми, продолжалась и продолжается до настоящего времени, пройдя ряд этапов последовательного изучения регуляции тепла, обмена веществ, натуральных условных рефлексов, происхождения сложнорефлекторной деятельности, происхождения инстинктов у млекопитающих. Разумеется, каждая из освещаемых проблем еще далека от своего разрешения, однако нам представляется, что добытые факты помогут осветить многие трудные вопросы физиологии целостного организма и тем самым использовать ее павловские позиции для решения теоретических и практических задач экологии животных.

**Проблема регуляции тепла и обмена веществ
в животном организме**

Учение о регуляции обмена веществ, сформировавшееся к концу XIX столетия благодаря работам Клода Бернара, Фойта, Рубнера, Пашутина, Лихачева, Этуотера, Бенедикта и других обосновывалось представлениями о преимущественном значении основных морфологических зависимостей для уровня обмена веществ (т. е. общего уровня жизнедеятельности). Закон поверхности тела (Рише, Рубнер), особенности строения этой поверхности (шерстный покров, строение кожи, возраст организма) — вот основные факторы, определяющие общий уровень обмена веществ в организме в состоянии покоя (основного обмена).

В 20-х годах текущего столетия появляются наблюдения, прямо противоположные этой концепции. Сюда надо прежде всего отнести все явления так называемой адаптации обмена веществ, установленные работами белградского физиолога Джая и его сотрудниками (Джеллинео и др.). Было доказано, что длительное пребывание животного в условиях высокой или низкой температуры сказывается на уровне обмена веществ в последующий после экспозиции период. Были также установлены влияния климата (Кестнер) и сезонные влияния на организм (Бенедикт и сотр.).

Все эти положения заставили предположить, что животные разных видов и подвидов, обитающие в разных климатических областях, обладают разным уровнем обмена веществ и разной интенсивностью химической терморегуляции. Исследования, проведенные в нашей лаборатории на большом сравнительно-физиологическом материале (свыше 50 видов млекопитающих), установили факты, позволившие на основе представлений о рефлекторной регуляции тепла и обмена веществ выделить двоякого рода зависимости.

Во-первых, было установлено, что особенности регуляции тепла и обмена веществ связаны с климатом ареала данного вида животных в настоящее время или с особенностями его географического расселения в прошлом. В соответствии с температурными условиями среды животные полярных, бореальных или тропических областей обладают различным уровнем обмена веществ и различной химической терморегуляцией. Соответственно отличаются и реакции теплоотдачи — полипное, потоотделение и температура кожи. Так, для полярных организмов критическая точка оставляет от 0 до 10°, для обитателей средних широт — 20—25°, для обитателей субтропиков и тропиков — от 30 до 37° (Слоним и Щербатова, 1935; Слоним, 1937; Оленьская и Слоним, 1947; обзор см.: Слоним, 1952). В последнее время некоторые из этих фактов были подтверждены английскими исследователями (Scholander, Hock, Walters a. Irving, 1950; Scholander, Hock, Walters, Johnson a. Irving, 1950). Из всех этих данных следует, что химическая терморегуляция наиболее интенсивна у обитателей средних широт и меньше развита у обитателей тропиков. Что касается полярных животных, то ввиду очень низкой у них критической точки повышение обмена наступает только при очень низких температурах. Так, по подсчетам Схоландера и сотрудников, химическая терморегуляция у белого медведя могла бы наблюдаться только при температурах среды от —57 до —70°, что даже в условиях его обитания встречается редко.

Указанные особенности терморегуляции проявляются и в тех случаях, когда животные содержатся длительное время в одних и тех же условиях среды; наблюдаются они и у животных, рожденных и выращенных в неволе, и поэтому могут рассматриваться как видовые, наследственно закрепленные признаки.

Обнаруженные закономерности заставили подвергнуть исследованию с экологическим аспектом и другие природные факторы внешней среды, имеющие физико-географическое значение.

Работами Л. Г. Филатовой (1949а) и А. И. Щегловой (1949) были обнаружены большие различия в протекании водного обмена у животных, обитающих в пустынях и полупустынях Средней Азии, и у видов, населяющих хорошо орошенные районы. Животные пустыни отличаются пониженным уровнем водного обмена, что сопровождается понижением как осенальных, так и экстраренальных потерь воды. То же самое можно наблюдать при разных температурах внешней среды.

Эти положения были в дальнейшем подтверждены американскими исследователями (Schmidt-Nielsen В. а. К. Schmidt-Nielsen, 1950, 1952) и в лаборатории А. П. Полосухина для верблюда — Б. Х. Бахтиозиной (1958).

Видовые особенности регуляции обмена веществ были обнаружены и в связи с акклиматизацией животных к пониженному барометрическому давлению.

Исследования овец в горах Тянь-Шаня, как горных — туземных,

так и привезенных из Европы равнинных пород, обнаружило, что подъез на средние и даже на большие высоты (до 4000 м на ур. м.) не сопровождается увеличением числа эритроцитов, гемоглобина, т. е. возрастанием кислородной емкости крови. Одновременно не наблюдалось увеличения числа дыханий и возрастания легочной вентиляции. Обнаружилось заметное снижение газообмена в состоянии покоя, тем большее, чем больше была высота, на которой находились животные. В дальнейшем эти данные были получены для метисов различных генераций горных и равнинных овец и установлено преобладание признака горной овцы по изменениям обмена. Данные работы Р. П. Ольнянской (Ольнянская и др., 1949) были в дальнейшем подтверждены для овец А. Н. Евдаковым (1954) для лошадей Ю. О. Раушенбахом (1952). Следует отметить, что до настоящего времени в литературе оспаривается возможность акклиматизации к высоте путем снижения обмена веществ. Однако в большом литературном материале, главным образом иностранных исследователей, полностью отсутствуют опыты на животных, экология которых связана с существованием в горах на разных высотах. Данные К. П. Иванова, А. Р. Макаровой, и А. А. Фуфаевой (1953), полученные на равнинных овцах в горах Северного Кавказа, полностью подтверждают высказанные выше положения. По-видимому, этот путь приспособления к гипоксии, возникающей и при мышечной работе, имеет место у диких горных животных (опыты К. П. Иванова над гибридами архаро-каракуль). У диких животных, приспособленных к выполнению интенсивной мышечной деятельности можно наблюдать относительно сниженную частоту пульса и увеличение минутного и ударного объема сердца (данные К. П. Иванова, А. Р. Макаровой и др.). Это наблюдается на грызунах (кролики и зайцы, песчанка белая крыса) и на копытных (овцы и гибриды архаро-каракуль).

Изложенные положения о видовой специфичности регуляции обмена веществ получили широкий отклик в работах экологов (Калабухов, 1944; 1950; Моисеева, 1950; Поляков, 1954; Наумов, 1955, и др.) и животноводов (Алексеева, 1952; Раушенбах, 1952; Росляков и сотр., 1953, и др.) и служат важным критерием для суждения о физиологической адаптации видов или породы к условиям среды.

Не менее важная сторона проблемы регуляции тепла и обмена веществ связана с тем, что окружающая животное среда в ее многообразных сочетаниях оказывает влияние на обмен веществ благодаря образованию многочисленных условных рефлексов (в природных условиях жизни — натуральных). Эти факты, впервые установленные в лаборатории К. М. Быкова Р. П. Ольнянской в 1931 г., послужили отправной точкой для анализа тонких форм приспособления обмена веществ животных к условиям окружающей среды (Быков, 1942; Ольнянская, 1950). Образование прочих условных рефлексов на терморегуляцию можно было наблюдать в лабораторных условиях на многочисленных представителях млекопитающих и птиц, включая низших обезьян и человека. Однако дело не ограничивается только возможностями образования таких регуляций в условиях эксперимента. На основе опытов нашей лаборатории мы могли убедиться, что рефлекторные изменения обмена веществ, вызванные воздействием отдельных факторов среды, всегда содержат условно-рефлекторный компонент. Это заставило приступить к физиологическому анализу реакций животных на сложные сочетания действия раздражителей, имеющих место в природе, а потому представляющих определенное значение для «высшего» уравнивания (по И. П. Павлову) организма и среды.

Изучение физиологических реакций животных в естественных условиях среды и значение натуральных условных рефлексов

Исследования условнорефлекторных отношений, возникающих в природных условиях, и анализ условий их образования и переделки были начаты в нашей лаборатории работами О. П. Щербаковой, установившей возможность полного и частичного извращения суточного ритма двигательной активности, температуры тела, дыхания, регуляции щелочно-кислотного равновесия у обезьян в результате изменения факторов внешней среды — режима освещения. Эти работы, продолженные затем Г. М. Черкович (1950, 1953), Л. Г. Филатовой (1949б), М. Р. Майзелис и Г. О. Руттенбург (1949), а в настоящее время проводимые Дэн Су-и и Г. П. Ивановым (1958), показали, что у разных животных (обезьян, рысунов, лемуров) суточный ритм физиологических процессов представляет сложный натуральный условный рефлекс на время, образующийся у разных видов преимущественно при периодическом раздражении различных анализаторов (зрительного, слухового), а также при периодическом раздражении связанных с приемами пищи интероцепторов. На последнее указывают и некоторые зарубежные исследования, например опыты Гриффина и Уелша (Griffin a. Welsh, 1937) с кормлением летучих мышей. Было установлено, что в основе формирования суточного ритма лежат периодические изменения обмена веществ, образующиеся как условные рефлексы на время в сочетании с фазами двигательной активности и покоя, приемами пищи и т. д. (опыты Г. М. Черкович, М. Р. Майзелис, Г. А. Трубицыной и Э. Р. Уждавини). Таким образом, есть все основания считать, что в основе закономерных изменений физиологического состояния в течение суток лежат условные рефлексы, влияние которых на отдельные физиологические функции — обмен веществ, температуру тела, кровообращение, дыхание и т. д. — у разных видов организмов различно.

Исследованиями на человеке было показано, что и здесь суточный ритм является результатом натурального условного рефлекса на время. Грудность извращения суточного ритма у человека, описанная многими авторами второй половины прошлого и начала нынешнего столетия, объясняется связями второй сигнальной системы. Поэтому извращение ритма у человека легко удастся либо при полной изоляции человека от окружающего мира (например, на зимовке в Гренландии в опытах Линдгардта), либо при переездах в экваториальном направлении (Osborne, 1908). Очень интересен в этом отношении метод создания удлинненных и укороченных суток, использованный американским исследователем Клейтманом (Kleitmann, 1939), с созданием циклов продолжительностью в 21, 24 и 28 часов.

В последнее время нашими сотрудниками Э. И. Брандт и О. И. Марголиной (1954) удалось изучить суточный ритм при многофазном рабочем дне, когда на протяжении суток совершенно незакономерно чередовались периоды сна и бодрствования. Суточная кривая физиологических процессов осталась при этом неизменной, несмотря на сохранение этого режима в течение многих лет. Полное извращение суточного ритма у человека удалось наблюдать у рабочих ленинградского метро, постоянно работающих только в ночную смену и живущих в специальном общежитии с извращенным режимом дня и ночи. Все это подтверждает

ведущую роль социальных отношений и режима для человеческого общества в формировании суточного ритма человека.

На скорость переделки суточного ритма у животных (обезьян) оказывают влияние свойства (тип) нервной системы.

Частными случаями исследования натуральных условных рефлексов в связи с терморегуляцией и обменом веществ явились исследования влияния радиационных тепловых потерь движения воздуха — ветра и различной интенсивности освещения на газообмен.

В работе И. А. Опарина (1954) было установлено, что движение воздуха, воздействующее на организм только как тактильный раздражитель (т. е. не обуславливающее дополнительных потерь тепла), вызывает повышение газообмена. Этот раздражитель вызывает образование очень прочных, практически неугасимых условных рефлексов. Очевидно, тактильный компонент действия ветра, всегда входящий в природе в стереотип охлаждения, и обуславливает эти явления.

С другой стороны, как было показано в работах Э. И. Брандта и О. И. Марголиной (1954) и подтверждено А. Е. Малышевой (1954), увеличение радиационных потерь тепла путем помещения животного в среду с теплым воздухом и холодными стенами (ограждениями) не вызывает адекватных рефлекторных ответов со стороны механизмов терморегуляции, что и приводит к значительному снижению температуры тела и кожи. Введение на фоне радиационного охлаждения дополнительного контактного охлаждения (например, прикладывание холодной пластинки) вызывает повышение температуры тела и кожи, т. е. проявление нормальной реакции со стороны механизмов терморегуляции.

Установленные факты послужили для разработки ряда методических приемов направленного изменения терморегуляции человека — закалывания к холоду. В работах, выполненных в нашей лаборатории К. М. Смирновым (1953), М. И. Богачевым (1950, 1954), было установлено, что наибольшую устойчивость организма человека к охлаждению можно получить в результате многократного сочетания охлаждения тела с мышечной деятельностью. В этих случаях имеет место не только образование условного рефлекса на обстановку охлаждения, но значительная тренировка подвижности нервных процессов, связанных с переходом от тепла к холоду.

В нескольких опытах (А. Г. Понугаева, цит. по Слоним, 1952; Иванов, Макарова, Фуфачева, 1953) было показано, что интенсивность освещения оказывает влияние на газообмен у обезьян в состоянии покоя. Оказалось, что сумеречное освещение вызывает более сильное падение газообмена, нежели полная темнота. В последнее время эти данные были подтверждены на птицах (большой синице) (Сегаль, 1955). В последнем случае сумеречное освещение возрастающей интенсивности вызывало повышение газообмена; освещение убывающей интенсивности — понижение. Очевидно, сумерки и изменение освещенности на протяжении сумеречного периода являются мощным сигнальным фактором, связанным с последующими периодами покоя или активности животного. Сходные данные о значении освещения как фактора среды (фона), определяющего состояние корковой деятельности, были сообщены в 1955 г. П. С. Куналовым.

Элементы кортикальных регуляций были выделены и при изучении таких сложных актов, как влияние еды на процессы пищеварения и обмена веществ. В работах Р. П. Ольбянской (1949), Н. А. Архангельской (1954а, 1954б), З. С. Аршевой (1954), И. С. Канфор (1959), К. А. Чукина

1949), Г. В. Гладощук (1954), О. А. Наумовой (1954) было установлено, то акт еды (изученный методом мнимого кормления, мнимого питья и некоторыми другими аналогичными методами) вызывает значительные изменения газового обмена, азотистого обмена, углеводного обмена, водного обмена, а также сосудистой реакции и состояния мышечной системы. Все эти эффекты при многократном повторении опытов мнимого кормления или сильно замедленного кормления уменьшаются или вовсе выпадают. Следовательно, натуральные условные рефлексы, лежащие в основе влияния акта еды на обмен веществ и на отдельные его стороны, подвергаются острому угашению, что подтверждает рефлекторный характер этих явлений.

Этот обзор будет неполным, если мы не остановимся на рассмотрении классического натурального условного рефлекса, изученного И. П. Павловым, — слюноотделительного. Уже сам факт слюноотделения, возникающего у собаки при виде и запахе пищи, заставил И. П. Павлова называть эти рефлексы «рефлексами на расстояние». Однако значение расстояния как фактора, определяющего величину рефлекторного ответа, оставалось совершенно неизученным. В работе С. Б. Даниярова (1952), а затем Э. Р. Уждавини (1953) было установлено, что расстояние от животного до действующего раздражителя (куска мяса) является сложным сигнальным (условным) раздражителем, зависящим от условий индивидуального развития животного. Так, показ мяса в руке экспериментатора вызывает всегда более интенсивное слюноотделение, нежели показ такого же куска на корытце. У животных, выращенных в виварии Института, этих различий не наблюдалось. Куски мяса большого размера вызывали меньшее слюноотделение, чем мелкие, т. е. те, которые действительно являются пищей животного. Наибольшее расстояние, на котором наблюдалось слюноотделение у собаки, равнялось 3 м, у обезьяны (по данным Уголева, Волковой и Корневиц, 1953) — 4 м, у кошки — 0.75 м, у ежа (по данным Понугаевой, 1953) — около 5 см. Чем больше было расстояние, тем меньшим оказывалось слюноотделение у одного и того же животного. Так как большие куски мяса всегда вызывали меньшее слюноотделение, чем мелкие, то очевидно, что (при исключении обонятельного раздражения) величина изображения на сетчатке не определяет слюноотделительного эффекта.

В дальнейшем влияние расстояния и окружающего организм пространства на протекание обмена веществ было изучено Р. П. Ольнянской (1953). На овце, поставленной мордой по направлению к выгону, всегда наблюдался повышенный обмен, поставленной по направлению к загону, — пониженный обмен. В работе Т. Э. Юсубовой (1954), выполненной в лаборатории А. А. Кудрявцева, удалось изменить эти отношения путем систематического лишения животного пастьбы (одеванием намордника).

Сигнальное значение факторов внешней среды характеризуется в общих чертах тем, что они значительно меняют силовые отношения действия раздражителей. Это можно было наблюдать на всех описанных выше примерах воздействия температуры среды, интенсивности освещения, расстояния, отражающих не только физические параметры воздействий на организм, но и значение каждого из них для жизненного стереотипа животного. Отсюда возник вопрос о происхождении натуральных условных рефлексов и роли наследственного, безусловного и условного (приобретенного) компонентов в их формировании в разные сроки индивидуального развития животного.

Безусловные рефлексы как основа формирования сложнорефлекторной деятельности

При изучении натуральных слюнных рефлексов у кошки (Уголев 1950, 1953) было обнаружено, что раздражение видом и запахом пищи или живой добычи (мыши, птицы) не только не вызывает у охотящейся кошки слюноотделения, но, наоборот, тормозит его, если оно наблюдалось ранее. После прекращения раздражения можно наблюдать появление слюны. Эти факты получили объяснение в связи с особенностями пищедобывательной деятельности кошки, длительно выслеживающей добычу, и послужили основанием для тщательного изучения формирования условных натуральных рефлексов в процессе онтогенеза при искусственном экспериментальном выключении отдельных факторов внешней среды. Уже первые наблюдения в этом направлении показали, что типичные сложнорефлекторные отношения у животных в первый период постнатального развития отсутствуют.

Так, Е. С. Жила (1940) установила, что в первый период развития, до прозревания и до появления мышечной активности животного, у хищных и обезьян отсутствует свойственная данному виду химическая терморегуляция. У ягнят и козлят сразу после рождения отсутствует влияние освещения на газообмен (опыты А. Р. Макаровой), нет различий в эффектах радиационного и конвекционного охлаждения у крысят (Понугаева, 1949), отсутствует влияние движения воздуха на газообмен козлят (Рашевская, 1958). В опытах А. М. Уголева (1953) на котят, еще не способных к хищному способу питания, был обнаружен обычный натуральный слюнный условный рефлекс при раздражении видом и запахом пищи на расстоянии. Однако достаточно было котенку всего один раз съесть живую мышь или птицу, чтобы у него проявились типичные особенности взрослого животного — торможение слюноотделения при раздражении пищей на расстоянии. Этот факт заставил поднять вопрос о том, является ли отсутствие натурального условного рефлекса в первый период постнатального развития результатом отсутствия необходимых жизненных сочетаний в индивидуальном опыте животного или эти рефлексы в какой-то мере наследственно предопределены и развиваются наравне с некоторыми морфологическими признаками в более поздние сроки развития. Тот факт, что у котенка после одного сочетания полностью изменялась вся картина натурального условного рефлекса, несмотря на то, что отставление в подкреплении, т. е. запаздывающий рефлекс, в индивидуальном опыте отсутствовало, заставило особенно тщательно рассмотреть вопрос о врожденных элементах сложнорефлекторных актов.

Как известно, впервые этот вопрос был поставлен в работе И. С. Цитовича (1911), выполненной в лаборатории И. П. Павлова. Недостатком этой работы является то, что животные исследовались только начиная с 6-месячного возраста, т. е. тогда, когда формирование центральной нервной системы уже закончено, а следовательно нельзя ожидать явлений, свойственных ранним фазам ее развития. В работе Э. Р. Уждавини (1955), использовавшей метод А. М. Уголева (наложения фистулы слюнного протока мелким животным), было обнаружено, что слюноотделение на запах мяса вместе с положительной двигательной реакцией у щенков в первые дни после рождения отсутствует, появляется (при содержании на молочной диете) на 17—20-й день и затем при неподкреплении исчезает. Резуль-

даты, полученные на щенках в возрасте около 6 мес., полностью совпали с данными И. С. Цитовича. Таким образом, врожденный элемент реакции на мясо как на адекватный пищевой раздражитель проявляется в сроки, когда животное переходит от молочного питания к смешанному, и тормозится, если этого перехода не происходит. Есть основания думать, что запах мяса, от которого щенков практически нельзя изолировать, не подкрепленный едой, становится тормозным раздражителем. Именно безусловные рефлексы, формирующиеся на разных этапах постнатального развития, и являются основой для образования натуральных условных рефлексов. Отсюда и особенности натуральных условных рефлексов и целых стереотипов, характерные для отдельных видов и популяций животных.

При содержании молодняка жвачных (ягнят и козлят) на молочном режиме до 3-месячного возраста К. Рахимову удалось наблюдать картину, несколько отличную от той, какая имеет место у щенков. В ранний постнатальный период на фоне обобщенной ориентировочной реакции имеет место повышенное слюноотделение (из подчелюстной железы) в ответ на раздражения, связанные с запахом матери, запахом молока, криком матери, т. е. система натуральных условных рефлексов. Вид и запах растительного корма вызывает живую ориентировочную реакцию и слюноотделение, не превышающее однако слюноотделения на другие непивцевые раздражители. По-видимому, в условиях пастбища тада в поле первое поедание травы происходит в порядке подражательной реакции, имеющей место в самые первые дни и часы после рождения. С другой стороны, у ягнят и козлят можно наблюдать стойкую врожденную оборонительную реакцию на запах мяса, выражающуюся в полной остановке жевательных движений и слюноотделения. Эта реакция сохраняется как в период молочного, так и в период смешанного питания.

Содержание на молочном рационе приводит к появлению «спонтанного» слюноотделения, трудно угасимого при действии внешних раздражителей, но исчезающего под влиянием механического раздражения рубца. Опыт К. Рахимова показал, что если ягнят перевести со смешанного питания снова на молочное, то эта реакция не наступает. Таким образом, сформировавшиеся отношения (так же, как и в опытах с котятми) не являются обычными условными рефлексами, легко поддающимися перестройке или угашению. Возникшие здесь сдвиги необратимы. Это несомненно говорит о параллельном развитии не только натуральных условных, но и лежащих в их основе безусловных рефлексов.

Метод изоляции развивающегося организма от отдельных факторов среды был использован еще в глубокой древности Ликургом. Его применяли в упомянутой выше работе И. С. Цитович (1911), С. Н. Выриковский и Ф. П. Майоров (1933), Л. О. Зевальд (1938). Позднее американский исследователь Риесс (Riess, 1950) поставил интересные опыты с изоляцией отдельных особей от обычных факторов внешней среды.

Метод изоляции имеет огромные достоинства, так как позволяет изучать значение отдельных факторов среды в формировании сложной рефлекторной деятельности. В то же время этот метод не позволяет решить вопрос, выпадают ли отдельные рефлекторные акты в силу отсутствия соответствующих безусловных рефлексов или в результате внешнего торможения, вызванного введением нового раздражителя.

По данным, полученным Н. А. Архангельской (1954б), врожденные рефлексы (имеющиеся к моменту рождения) исчезают, если они не подкреп-

ляются. Это можно было наблюдать при переходе от нормального кормления ребенка грудью к кормлению из рожка.

Все эти работы вводят нас в область изучения физиологической природы инстинкта.

Опыт физиологического изучения инстинктов

При изучении закономерностей формирования инстинктивной деятельности исследователь неизбежно сталкивается с необходимостью выделить в них наследственно обусловленные и индивидуально приобретенные элементы. Факт существования чисто врожденных реакций лучше всего иллюстрируется при изучении физиологических реакций животного сразу после рождения, до первого контакта с факторами среды, вызывающими образование условных рефлексов.

К таким исследованиям следует отнести изучение врожденных пищевых реакций у птенцов грачей, впервые осуществленное Тинбергеном и Кюененом (Tinbergen и. Kuenen, 1939) и развитое затем П. К. Анохиным (1949) и Я. А. Милягиным (1950).

У млекопитающих в этом направлении первые физиологические исследования были проведены Н. А. Архангельской (1954а, 1954б) на новорожденных детях. При этом было установлено, что акт сосания ведет к значительному и длительному повышению обмена веществ, т. е. эффекту который в дальнейшем может быть вызван лишь приемом пищи после многократного повторенного акта еды. Образующиеся после рождения условные рефлексы на обстановку и на время усиливают этот эффект повышения газообмена, т. е. ведут к формированию рефлекторной фазы специфического динамического действия пищи.

В работе Э. Р. Уждавиши (1955), проведенной на щенках, работ Э. Р. Уждавиши и С. Файзиева, а также К. Рахимова — на жвачных, было установлено, что сразу после рождения и до первого кормления пищевого двигательная и слюноотделительная реакции вызываются очень ограниченными по количеству и строго характерными по силе и качеству раздражителями внешней среды. Для щенков этими раздражителями являются прикосновение теплой поверхности и механическое раздражение (шерсть мордочки; для копытных — затемнение над головой, теплая поверхность крика матери или его имитация).

Таким образом, на врожденных рефлекторных актах удается с большой долей точности разграничить как афферентную часть рефлекторного акта, вызываемого определенными агентами, так и эфферентную, т. е. характерный двигательный секреторный или обменный их эффект.

Многообразные факторы внешней среды, действующие на организм в процессе индивидуального развития, сильно затрудняют изучение таких врожденных факторов на более поздних этапах развития, и здесь можно говорить лишь о большей или меньшей адекватности раздражителя по отношению к вызываемому им рефлекторному ответу у данного животного. Эта линия исследований, плодотворно развиваемая Д. А. Бирюковым и его сотрудниками, требует, однако, строгого разграничения в изучении афферентной и эфферентной частей исследуемого акта или реакции животного.

Многочисленными исследованиями, проведенными в нашей лаборатории А. Г. Попугаевой (1954а, 1954б), А. И. Щегловой (1956), Н. К. Радых (1957) над сложными формами деятельности некоторых диких видов грызунов (роющей деятельностью, запасанием корма, грызением), был

Установлено, что любой из этих актов может быть воспроизведен в порядке условного рефлекса при применении как натуральных, так и искусственных раздражителей. Оказались возможными образование, угашение, дифференцирование и переделка условных рефлексов, т. е. наблюдались все основные закономерности высшей нервной деятельности. В соответствии с жизненным значением условного рефлекса прочность образованных связей была различной. Так, например, у грызунов наблюдались исключительно прочные условные рефлексы на место, но условные рефлексы на время быстро угасали. Это совершенно противоположно тому, что мы неоднократно имели возможность наблюдать у низших обезьян и лемуров.

Вопрос об адекватности еще ждет своего разрешения с применением совершенно точных методов дозировки, наряду с изучением физических параметров действия раздражителей и тонким раздельным изучением физиологических ответов с разных отделов соответствующих анализаторов.

Гораздо больше удовлетворения с этой стороны вызывают факты, полученные в области изучения эфферентной части сложной инстинктивной деятельности, т. е. закономерностей формирования сложных ответных реакций животного в разные сроки жизни.

В исследованиях над молодняком песчанки, вскормленной самкой белой крысы, и молодняком белой крысы, вскормленной песчанкой, изучались сроки появления типичных для грызунов форм деятельности — грызения и роющей деятельности. Оказалось, что роющая деятельность и грызение у песчанок, которые выращивались крысой, и песчанок, которые выращивались песчанкой, появились одновременно. И та и другая деятельность практически отсутствовала у белых крысят независимо от того, выращены ли они были белой крысой или песчанкой. В процессе развития наблюдалось строго постоянное появление специфических для данного вида форм деятельности в условиях, когда эта деятельность не могла быть стимулирована подражанием, ввиду отсутствия (вне периода опытов) объектов грызения и рытья (песок, твердая пища, дерево) (опыты А. И. Щегловой).

В опытах А. Г. Понугаевой было установлено, что молодняк золотистого хомяка в условиях изоляции от матери начинает запасание корма в пору на 45—48-й день жизни. Строго во времени наблюдалось и появление роющей деятельности молодняка серого хомячка, причем по характеру рытья (соотношений времени рытья и отдыха) молодые животные ничем не отличались от взрослых.

Все эти факты, полученные в экспериментальной обстановке, не оставляют сомнения в том, что эффекторная часть инстинктивной деятельности является действительно предопределенной наследственно. Наследственными видовыми признаками здесь являются целые двигательные комплексы, проявление которых можно наблюдать на определенном фоне в определенные сроки развития. Соответствующими вмешательствами эти сроки можно ускорить или замедлить (как например, в изложенных выше опытах с котятами или ягнятами), но характер рефлекторных ответов от этого не изменяется. Отсюда — важный вывод, что типичные инстинктивные акты могут легко вызываться в порядке условного рефлекса при раздражении практически любого анализатора, но при этом их структура сохраняет видовые признаки. Что касается спорного вопроса о реакциях, наступающих без всякого внешнего раздражителя исключительно благодаря «готовности» (созревания) соответствующих центральных нервных

аппаратов (Lorenz, 1937, 1939; Tinbergen, 1952), то ответ на этот вопрос может быть дан только при более детальном анализе условий возбуждения афферентных систем, вызывающих инстинктивную деятельность.

Заключение

В настоящее время нет никакого сомнения в том, что физиологические особенности, лежащие в основе приспособительных реакций животных к факторам внешней среды, более подвижны, нежели особенности морфологические.

Огромная область явлений, связанных с проявлениями высшей нервной деятельности, охватывающая двигательное поведение и регуляцию физиологических функций отдельных органов и систем, обеспечивает быстрое и адекватное изменение физиологических ответов организма в связи с изменением внешних условий. Эти изменения происходят в зависимости от особенностей нервной системы животного, в зависимости от его экологической специализации. Последняя охватывает как совокупность факторов неорганического мира, так и органические (биотические) факторы среды, включая и существование в среде себе подобных — в стаде и в группе.

Самый факт существования физиологических отличий у животных даже близких в систематическом отношении видов открывает широкие перспективы для понимания физиологических основ адаптации животных, для обоснования сознательного вмешательства человека в отношения, существующие в природе.

Проблема взаимоотношений врожденного и приобретенного по-прежнему и надолго остается центральной в решении вопросов о взаимоотношениях организма и среды. Изучение животных и человека в естественных условиях существования открывает здесь широкие перспективы благодаря наличию взаимообусловленных влияний наследственного и приобретенного, ярко обнаруживаемых на определенных этапах индивидуального развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Г. И., Тр. Совещ. по биол. основам повышения продуктивности животноводства, М., 1952.
- Апохин П. К., Успехи совр. биол., т. XXVIII, в. 1 (4), 1949.
- Арешева З. С., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1954.
- Архангельская Н. А., Физиол. журн. СССР, т. XL, № 4, 1954а.
- Архангельская Н. А., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1954б.
- Бахтюзина Б. Х., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л., 1958.
- Богачев М. И. Закаливание организма человека воздухом в системе физического воспитания. Автореф. дисс., Л., 1950.
- Богачев М. И., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1954.
- Брандт Э. И. и О. И. Марголина, сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1954.
- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Изд. ВММА, Киров, 1942.
- Выржиковский С. Н. и Ф. П. Майоров, Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. V, 1933.

- Г л а д о щ у к Г. В., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1954.
- Д а н и я р о в С. Б., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. I, 1952.
- Д э н С у - н и К. П. И в а н о в, Совещ. по экол. физиол., Тез. докл., в. 1, М.—Л., 1958.
- Ж и л а Е. С., Физиол. журн. СССР, т. XXVIII, № 4, 1940.
- З е в а л ь д Л. О., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. VIII, 1938.
- Е в д а к о в А. Н. Газовый обмен у овец в горах Заилийского Ала-Тау. Автореф. дисс. Алма-Ата, 1954.
- И в а н о в К. П., А. Р. М а к а р о в а, А. А. Ф у ф а ч е в а, сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.
- К а л а б у х о в П. П., Докл. Акад. наук СССР, т. XLIII, № 9, 1944.
- К а л а б у х о в П. П. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды, ч. 1. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Изд. Харьковск. гос. ун-в. им. Горького, Харьков, 1950.
- К а н ф о р И. С. Сложнорефлекторный механизм регуляции углеводного обмена. Автореф. дисс. Л., 1959.
- К у п а л о в П. С., VIII Всесоюзн. съезд физиол., биохим., фармакол., Тез. докл., М., 1955.
- М а й з е л ь с М. Р., С. О. Р у т т е н б у р г, сб. «Опыт изучения периодических изменений физиологических функций в организме», Изд. АМН СССР, М., 1949.
- М а л ы ш е в а А. Е., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1954.
- М и л я г и н Я. А., Бюлл. экпер. биол. и медиц., т. XXX, в. 3, 1950.
- М о к е с е в Т. М. Кормовая специализация некоторых видов мышевидных грызунов в связи с особенностями их терморегуляции. Автореф. дисс. Л., 1950.
- Н а у м о в П. П. Экология животных. Изд. «Советская наука», М., 1955.
- Н а у м о в а О. А., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1954.
- О л ь н я н с к а я Р. П., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.
- О л ь н я н с к а я Р. П. Кора головного мозга и газообмен. Изд. АМН СССР, М., 1950.
- О л ь н я н с к а я Р. П., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.
- О л ь н я н с к а я Р. П., А. Л. И з б и н с к и й, Р. С. К е з и к, Г. М. Ч е р к о в и ч, К. А. Ч у к и н, сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.
- О л ь н я н с к а я Р. П. и А. Д. С л о н и м, Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 2, 1947.
- О п а р и н И. А., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1954.
- П о л я к о в П. Я., Журн. общ. биол., т. XV, № 2, 1954.
- П о н у г а е в а А. Г., Акад. медиц. наук СССР, отд. медико-биол. наук, Рефераты научно-иссл. работ за 1947 г., в. 7, М., 1949.
- П о н у г а е в а А. Г., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.
- П о н у г а е в а А. Г., Зоол. журн., т. XXXIII, в. 4, 1954а.
- П о н у г а е в а А. Г., Третья экол. конф., Тез. докл., ч. III, Киев, 1954б.
- Р а д ь к о Н. К., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VI, 1957.
- Р а у ш е н б а х Ю. О., Тр. Совещ. по биол. основам повышения продуктивности животноводства, М., 1952.
- Р а ш е н с к а я Д. А. Исследование ориентировочных рефлексов на дыхание и газообмен при раздражении обонятельного анализатора. Автореф. дисс. Л., 1958.

- осляков А. К., А. Н. Евдаков, Е. П. Васенко, Тр. Инст. эксперим. биол. АН КазССР, т. I, Алма-Ата, 1953.
- Сегаль А. Н. Влияние света на газообмен и двигательную активность птиц. Автореф. дисс. Л., 1955.
- Слоним А. Д., Физиол. журн. СССР, т. XXII, в. 1, 1937.
- Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. Изв. АН СССР, М.—Л., 1952.
- Слоним А. Д. и О. П. Щербак ова, Бюлл. ВИЭМ, № 11—12, 1935.
- Смирнов К. М. Условнорефлекторные механизмы регуляции физиологических функций при физических упражнениях. Автореф. дисс. Л., 1953.
- Уголев А. М. Условные слюнные рефлексы у кошек и способ добывания пищи. Автореф. дисс. Л., 1950.
- Уголев А. М., Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.
- Уголев А. М., Е. А. Волкова и Г. В. Корнев и ц, сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.
- Уж д а в и н и Э. Р., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.
- Уж д а в и н и Э. Р. О формировании натуральных условных пищевых рефлексов в онтогенезе у собаки. Автореф. дисс. Л., 1955.
- Ф и л а т о в а Л. Г., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949a.
- Ф и л а т о в а Л. Г., сб. «Опыт изучения периодических изменений физиологических функций в организме», Изд. АН СССР, М., 1949b.
- Ц п т о в и ч И. С. Происхождение и образование натуральных условных рефлексов. СПб., 1911.
- Ч е р к о в и ч Г. М. Экспериментальное изучение суточной периодики некоторых физиологических функций у обезьян. Автореф. дисс. Л., 1950.
- Ч е р к о в и ч Г. М., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953.
- Ч у к и н К. А., сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.
- Щ е г л о в а А. И., Докл. Акад. наук СССР, нов. серия, т. LXV, № 2, 1949.
- Щ е г л о в а А. И., Совещ. по вопр. эволюц. физиол. первич. сист., Тез. и рефер. докл., Л., 1956.
- Ю с у б о в а Т. Э. Условнорефлекторные изменения газового обмена у овец. Автореф. дисс. М., 1954.
- Griffin D. R. and J. H. Welsh, Journ. Mammol., v. 18, 1937.
- Kleitman N. Sleep and wakefulness, as alternating phases in the cycle of existence Chicago, 1939.
- Lorenz K., Naturwissenschaften, XXV Jahrg., H. 19—21, 1937.
- Lorenz K., Zool. Anz., Supplementband 12 (Verh. Deutsch. Zoolog. Ges. auf d. 41. Jahresversammlung.), 1939.
- Osborne W. A., Journ. Physiol., v. XXXVI, № 6, Proceed. Physiol. Soc., p. XXXIX, 1908.
- Riess B. F., Annals N. Y. Acad. Sciences, v. 51, art. 6, 1950.
- Schmidt-Nielsen B. B. and K. Schmidt Nielsen, Ecol., v. 31, № 1, 1950.
- Schmidt-Nielsen K. and B. Schmidt-Nielsen, Physiol. Reviews, v. 32, № 2, 1952.
- Scholander P. F., R. Hock, V. Walters and L. Irving, Biol. Bull., v. 99, № 2, 1950.
- Scholander P. F., R. Hock, V. Walters, F. Johnson and L. Irving, Biol. Bull., v. 99, № 2, 1950.
- Tinbergen N. The study of instinct. Oxford, 1952.
- Tinbergen N. und D. J. Kuenen, Ztschr. Tierpsychol., Bd. 3, 1939.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**О ВЕСТИБУЛЯРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСАХ
У НОРМАЛЬНЫХ И ДЕЛАБИРИНТИРОВАННЫХ КРОЛИКОВ**

ПЕЙСЕН ТУЛБАЕВ

(Лаборатория интероцептивных условных рефлексов. Заведующий —
Э. Ш. Айрапетьянц)

Благодаря капитальному исследованию Р. Магнуса (Magnus, 1924) и его сотрудников функция вестибулярного аппарата и его подкорковых центров была подвергнута детальному физиологическому изучению. Однако вопрос о связях коры головного мозга с вестибулярным аппаратом продолжал оставаться мало изученным. Особенно недоставало исследований, проведенных методикой условных рефлексов.

Впервые значение условного рефлекса в происхождении глазного вестибулярного нистагма было отмечено В. И. Воячком (1915а, 1915б). Позднее экспериментальное изучение функции вестибулярного анализатора методом условных рефлексов осуществлялось Н. А. Поповым (1920). Им был образован условный кислотный рефлекс, где в качестве условного раздражителя было применено вращение животного (собаки). Разрушение у собак лабиринтов временно уничтожило условный рефлекс, а затем он восстановился.

В дальнейшем эти данные были конкретизированы и расширены (Попов, 1926; Spiegel a. Oppenheimer, 1939; Löwenbach a. Gantt, 1940; Одиноц (1953; Хечинашвили, 1953; Яроцкий, 1954).

Изучение функции вестибулярного анализатора представляет одну из существенных сторон в разработке проблемы высшей интеграции внешних и внутренних сигнализаций (Быков, 1942; Айрапетьянц, 1952, 1955) и в то же время позволяет расширить наши знания о механизмах кортикальной регуляции факторов, обеспечивающих уравнивание тела в пространстве (Айрапетьянц и Кисляков, 1957).

Наши опыты проводились в июне—сентябре 1952 г. и в июне—ноябре 1953 г. на 9 неоперированных и 3 делабиринтированных кроликах.

Методика

Условные рефлексы вырабатывались на основе так называемых лифтных реакций, возникающих при быстром спуске животного.

Как известно из работ Магнуса (Magnus, 1924), реакция животных при быстром опускании их выражается в выпрямлении конечностей и в подъеме головы в начальный момент спуска и в последующем сгибании конечностей и опускании головы. Взяв за показатель эту реакцию, мы начали вырабатывать на ее основе условный рефлекс на свет. Предварительная проверка показала, что изолированное применение света не вызывает никакой двигательной реакции.

Для регистрации двигательной реакции была применена следующая методика (рис. 1). Экспериментальные животные помещались в небольшой ящик (длина 38 см.

ширина 18 см, высота 46 см). В правом углу ящика прикреплялась электрическая лампочка в 5 в — положительный условный раздражитель (лампочки питались от аккумуляторов). Для регистрации двигательных реакций применялась система, состоящая из пневмографа, закрепленного на крышке ящика, и пружины, соединенной с резиной на пневмографе. Пружина во время опыта присоединялась с помощью лямки к кролику. Пневмограф был соединен с капсулой Марся, которая и отмечала на кимографе движения кролика. Подъем кролика, находящегося в ящике, осуществлялся с помощью каната, перекинутого через блок. Блок закреплялся на верхней перекладине деревянного штатива, высота которого равнялась 2.5 м, а ширина между стойками — 1 м.

После того как кролик был помещен в ящик и налажена регистрирующая система ящик поднимался до перекладины. В таком положении ящик с кроликом оставался

в течение нескольких минут. Затем зажигалась лампочка в ящике, являющаяся положительным условным раздражителем, и через 1—15 сек. последний сочетался с быстрым опусканием ящика с кроликом. Свет выключался до или в момент полного спуска ящика на пол. Интервалы между раздражителями равнялись 2—3 мин.

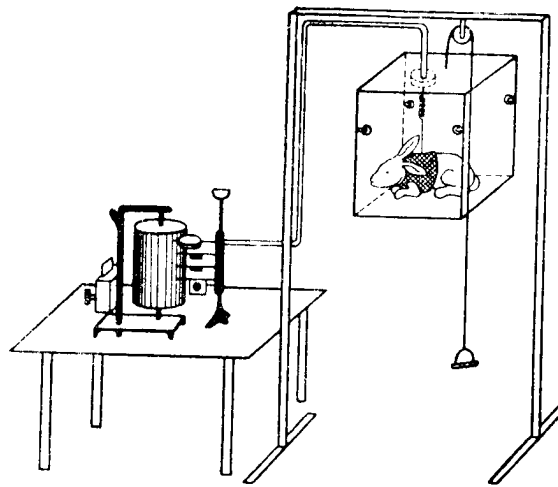


Рис. 1. Общий вид установки.

Результаты исследований

В первые опытные дни условный рефлекс у всех кроликов проявлялся как в виде выпрямления конечностей на условный сигнал, так и в сгибании конечностей. На кимограммах это соответственно отражалось в виде

подъема кривой или в виде снижения кривой по отношению к исходному уровню (рис. 2, А и Б). Наряду с указанными однофазными реакциями имели место и двуфазные реакции, когда на условный сигнал кролик вначале выпрямлял конечности, а затем производил их сгибание, т. е. в данном случае условный рефлекс воспроизводил полностью безусловный а не его отдельные фазы (рис. 2, В). Иногда наблюдались случаи обратного характера, т. е. сгибание предшествовало разгибанию (рис. 2, Г). У кролика № 1 условный рефлекс выявился после 4 сочетаний. Выявление временной связи, мы в дальнейшем применяли преимущественно совпадающие раздражители. Начиная с 25-го раза условный раздражитель постепенно отставлялся: вначале на 5 сек., затем на 10 сек. а начиная с 47-го сочетания — на 15 сек. Следует отметить, что в первые опытные дни (№№ 1—5) условные рефлексы за сутки угасали. Для восстановления угасшего рефлекса требовалось от одного до трех сочетаний. Условная связь стала прочной после 30 подкреплений. Вслед за этим угашение в течение суток не наблюдалось. Латентный период условного рефлекса равнялся 1—4 сек.

В связи с тем, что положительный световой раздражитель (лампочка) находился в правом углу ящика, а дифференцировочный — в левом естественно, что дифференцировка у кролика вырабатывалась не только на интенсивность освещения, но и на место освещения. К моменту введения дифференцировки положительный условный раздражитель применялся 43 раза. Дифференцировочный раздражитель в опыте обычн

одился после двух предшествующих положительных раздражителей. Первые опыты он применялся 1 раз в опыте. Дифференцировка образовалась на 11-м применении слабого света. Введение дифференцировки вызвало последовательное торможение, которое снижало величину не только первого, но и второго. Более того, в ряде опытов подобное влияние сказывалось и на следующий опытный день: положительные рефлексы проявлялись не с места, а после 2—3 совпадающих

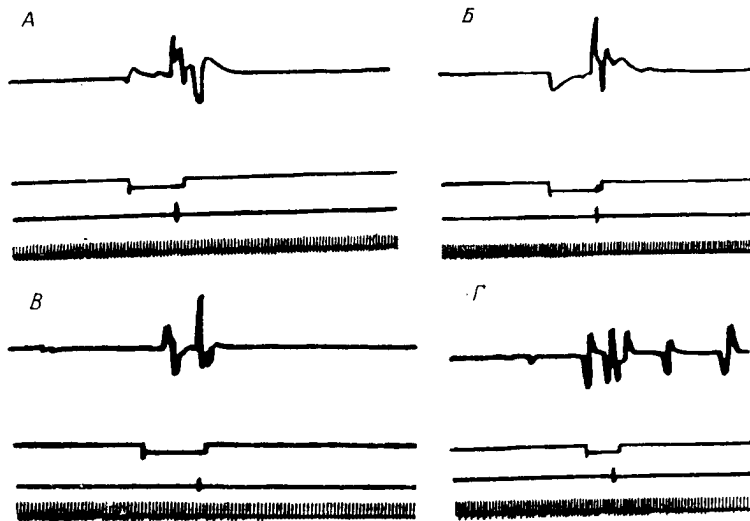


Рис. 2. Проявление условного рефлекса у нормальных кроликов.

А — первая фаза, выпрямление; Б — вторая фаза, сгибание конечностей; В — полное воспроизведение безусловного рефлекса; Г — воспроизведение в обратном порядке. Сверху вниз: запись двигательной реакции; отметка условного раздражения; отметка безусловного раздражения; отметка времени (1 сек.).

учетаний. В дальнейшем по мере укрепления дифференцировки положительные условные рефлексы полностью восстанавливались. При суммировании результатов применений всех дифференцировочных раздражений торможение было полным в 68% случаев.

Выше было сказано, что условный рефлекс проявлялся или однофазно, или двуфазно. Преобладающими были однофазные реакции. В некоторых случаях кролик выпрямлял конечности, что выражалось в подъеме кривой по сравнению с исходным уровнем, т. е. воспроизводилась первая фаза безусловной реакции. В других случаях на условный сигнал кролик гнул конечности, прижимаясь ко дну ящика, т. е. воспроизводилась вторая фаза безусловной реакции. Как видно на диаграмме (рис. 3), начальный период работы как первая, так и вторая фаза воспроизводилась на условный сигнал приблизительно в равной степени, в равном количестве. Затем через месяц преобладающей реакцией на условный сигнал стала вторая фаза, т. е. реакция, направленная на усиление контакта с дном ящика.

У остальных кроликов были получены аналогичные данные с некоторыми индивидуальными различиями в скорости образования и упрочения положительных и отрицательных условных рефлексов. Например, кролика № 2 следует отметить следующее: вначале в ответ на условный

сигнал преобладающей была первая фаза безусловной реакции, а затем она полностью исчезла и проявлялась только вторая фаза (рис. 3, Б).

Таким образом, у кролика № 2 наблюдалась уже описанная тенденция во взаимоотношениях первой и второй фаз в более резкой форме, чем у кролика № 1.

У кролика № 3 условный рефлекс образовался на 12-м сочетании и быстро стал прочным. После 32 применений положительного условного

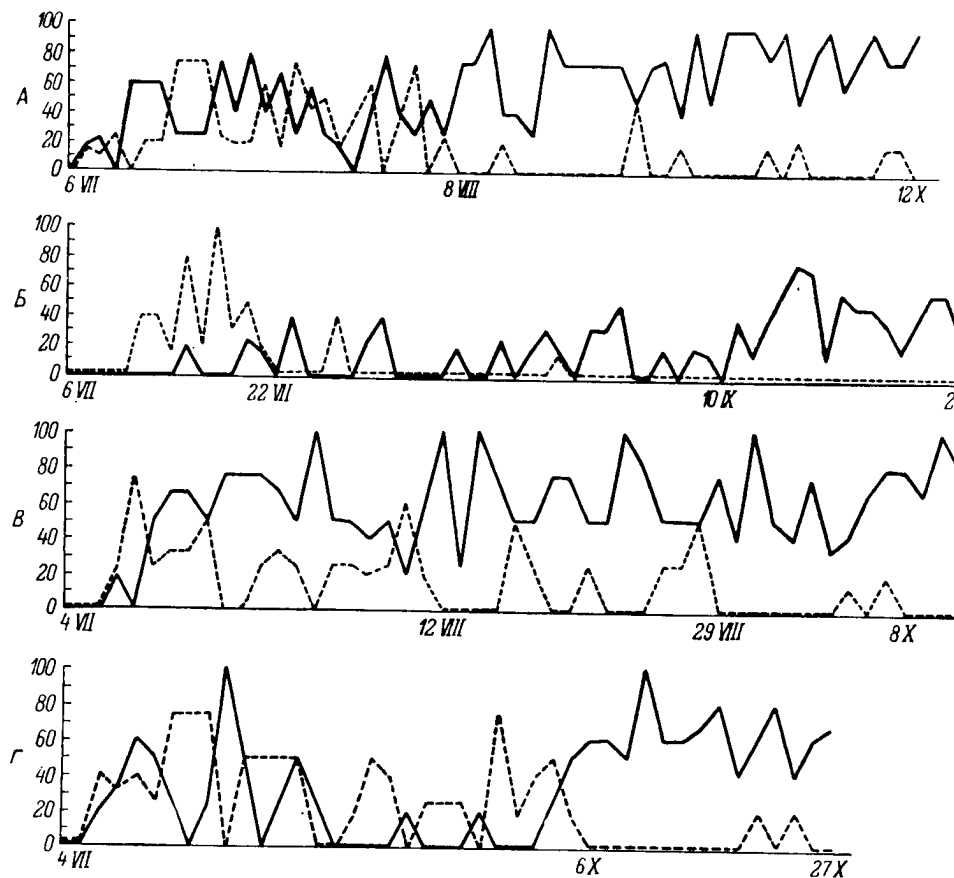


Рис. 3. Проявление первой и второй фаз условного рефлекса у кроликов №№ 1 (А), 2 (Б), 3 (В), 5 (Г).

По оси ординат — процентное соотношение двух фаз; по оси абсцисс — дни опытов. Прерывистая линия — первая фаза, сплошная — вторая фаза.

сигнала был введен дифференцировочный раздражитель — более слабый съот. Дифференцировка появилась на 11-м применении, а с 16-го применения стала достаточно прочной, будучи абсолютной в 66% случаев и расторможенной в 34% случаев. Уже в первых опытах у этого кролика наметилась тенденция к угасанию первой фазы и к преобладанию второй. В дальнейшем эта тенденция становилась все более отчетливой. В некоторые периоды первая фаза совершенно отсутствовала (рис. 3, В).

У кролика № 4 положительный условный рефлекс появился после 3-го сочетания. Однако, несмотря на 49 сочетаний, рефлекс оставался непрочным. Как и у других кроликов, у кролика № 4 условный рефлекс

также проявлялся в виде первой или второй фазы. После двенадцатидневной работы у кролика неожиданно развился двигательный паралич, и через неделю он погиб.

Условный рефлекс у кролика № 5 появился после 4-го сочетания и в дальнейшем был достаточно прочным. У него были отмечены те же взаимоотношения между первой и второй фазами (рис. 3, Г).

Для того чтобы выяснить значение вестибулярного аппарата в формировании условной реакции на основе лифтного рефлекса были поставлены опыты на 3 делабиринтированных кроликах. Лабиринты разрушались по способу, разработанному Магнусом и де Клейном (Magnus, 1924).

Кролик № 6 был оперирован 28 сентября 1953 г. После разрушения лабиринта отмечены нарушения координации движений, глазной, шейной нистагмы. Следует отметить, что взрослые кролики с трудом переносят лабиринтэктомию. Они плохо едят и нуждаются в специальном уходе. Через 15 дней после операции грубые последствия лабиринтэктомии в значительной степени проходят.

Обращает на себя внимание следующий факт. Вне обстановки опытов, после того как нарушения координации движений сгладились, наблюдалось усиление двигательной активности животных и повышение кожной чувствительности: при легком прикосновении кролик сильно вздрагивал. Аналогичные изменения были отмечены и у остальных делабиринтированных кроликов. Эти наблюдения совпадают с фактами, отмеченными Г. А. Образцовой (1952).

Условный рефлекс у кролика № 6 выработался на 6-м сочетании. Но в дальнейшем он характеризовался крайней непрочностью и часто отсутствовал. Как видно на рис. 4, А, у кролика № 6 в отличие от нормальных кроликов преобладающей была первая фаза, т. е. на условный сигнал животное выпрямляло конечности. Другой кролик (№ 7) был взят на опыт спустя две недели после операции. Условный рефлекс обнаружился на 7-м сочетании, был непрочен и проявлялся только в виде первой фазы (рис. 4, Б). Наблюдения над обоими кроликами продолжались два месяца (октябрь—ноябрь 1953 г.). У третьего делабиринтированного кролика (№ 8) условный рефлекс образовать не удалось.

Таким образом, при сравнении полученных данных у нормальных и делабиринтированных кроликов выступает четкое различие в их условно-рефлекторной деятельности. Если у нормальных кроликов в начале работы наблюдались как однофазные реакции, так и двухфазные, а в последующем вторая фаза (сгибание конечностей) становилась преобладающей, то у делабиринтированных кроликов, наоборот, уже с первых опытов преобладающей оказалась первая фаза (выпрямление конечностей). У последних, кроме того, условные рефлексы легко угасали, были менее прочны по сравнению с нормальными кроликами.

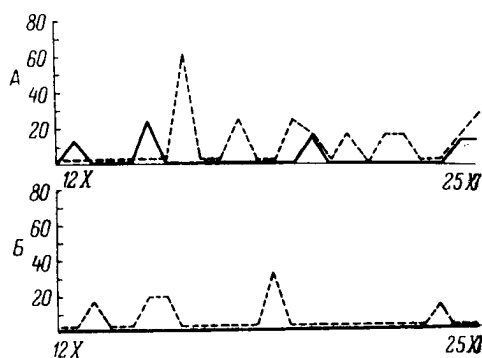


Рис. 4. Проявление первой и второй фаз условного рефлекса в процентах у делабиринтированных кроликов № 6 (А) и № 7 (Б).

Обозначения те же, что на рис. 3.

Обсуждение результатов

В первую очередь следует рассмотреть вопрос, почему у нормальных кроликов в одних случаях в ответ на условный сигнал наблюдалась первая фаза, т. е. выпрямление животными конечностей, а в других случаях — вторая фаза (сгибание конечностей). Из анализа кимограмм можно сделать вывод, что это зависело от исходного положения животных. Если кролик в интервале перед пуском условного раздражителя находился в положении с согнутыми конечностями, то на условный сигнал в большинстве случаев имело место разгибание конечностей. Если, наоборот, конечности животного были выпрямлены, то на условный сигнал происходило их сгибание. Иначе говоря, характер условного рефлекса зависел от исходного тонуса сгибателей и разгибателей конечностей.

Таким образом, на условный сигнал у кроликов чаще всего воспроизводилась не вся безусловная реакция, а только та или иная ее фаза. Подобные явления наблюдали на собаках В. А. Кисляков (1953) и на людях И. Ходера (1952).

Почему в дальнейших опытах у нормальных кроликов стала преобладать вторая фаза — сгибание конечностей, усиление контакта со дном ящика? Для того чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим реакцию кроликов при опускании ящика. Известно, что в лифтной реакции лабиринты выполняют роль одного из рецепторных полей. Надо полагать, что импульсы из лабиринта достаточно тонко координируются с импульсами от проприоцепторов мышц как при безусловной, так и при условнорефлекторной деятельности. В этот же комплекс входит раздражение рецепторов кожи подошвы животных. Таким образом, в обстановке опыта у кроликов образуется условный рефлекс на усиление контакта с опорой — дном ящика, который во время спуска уходит из-под ног животного. Становится понятным, что в данной обстановке опыта эта наиболее адекватная для животного реакция начинает преимущественно воспроизводиться и в ответ на условный сигнал.

Как было уже сказано, при сравнении данных, полученных у нормальных кроликов, с данными, полученными у кроликов без лабиринтов, отмечается четкое различие в проявлении первой и второй фаз в ответ на условный сигнал. У делабиринтированных кроликов первая фаза была преобладающей, а вторая фаза проявлялась значительно реже или даже отсутствовала совсем. Наблюдения показали, что делабиринтированные кролики на второй день при первом же подъеме или же после первого опускания лежат на дне ящика, тогда как у нормальных кроликов этого не наблюдалось. В этих условиях наиболее сильным является тонус сгибателей, что, возможно, и служит причиной выпрямления конечностей на условный сигнал.

Выводы

1. Образован условный рефлекс на основе «лифтных реакций», возникающих при опускании животных, а также дифференцировка к нему.
2. В условнорефлекторной деятельности описаны две фазы защитно-двигательных реакций при действии условного сигнала: первая фаза — выпрямление конечностей, поднятие головы, вторая фаза — сгибание конечностей, опускание головы. Во всех случаях преобладающей становилась вторая фаза, в то время как у делабиринтированных кроликов преобладающей была первая фаза.

3. Условные «лифтные» рефлексы у нормальных кроликов характеризуются большей стойкостью и постоянством по сравнению с делабиринтированными.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.
- Айрапетьянц Э. Ш., Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 5, 1955.
- Айрапетьянц Э. Ш. и В. А. Кисляков, Успехи совр. биол., т. XLIII, в. 3, 1957.
- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Изд. ВММА, Киров, 1942.
- Воячек В. И., Вестн. ушных, носовых, горловых болезней, июнь—июль, 1915а.
- Воячек В. И., Вестн. ушных, носовых, горловых болезней, август—сентябрь, 1915б.
- Кисляков В. А. Об условных рефлексах на двигательные реакции, возникающие при вращении животного. Автореф. дисс. Л., 1953.
- Образцова Г. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. I, 1952.
- Одинец Н. И. Шестнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., М.—Л., 1953.
- Пономов Н. А. К учению об анализаторе пространства. Новочеркасск, 1920.
- Попов Н. А., Журн. ушных, носовых и горловых болезней, т. 3, № 11—12, 1926.
- Хецинашвили С. Н., Тр. Инст. физиол. АН ГрузССР, т. IX, 1953.
- Ходера И., Чехослов. физиол., т. I, № 2, 1952.
- Яроцкий А. И., Журн. высш. нервн. деят., т. IV, в. 3, 1954.
- Lowenbach H. and W. H. Gantt, Berichte über d. gesamte Biol., Abt. B, Bd. 119, H. 3/4, 1940.
- Magnus R. Körperstellung. Berlin, 1924.
- Spiegel E. A. and M. J. Oppenheimer, Amer. Journ. Physiol., v. 125, № 2, 1939.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ У ПЧЕЛ НА ЦЕПИ
ЗРИТЕЛЬНЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ**

Е. Г. ЧЕШОКОВА

(Лаборатория физиологии низших животных. Заведующий — М. Е. Лобашев)

Факты, полученные рядом авторов (Frisch, 1926; Фриш, 1935; Губин, 1933; Смарагдова, 1933; Вагнер, 1949, и др.) свидетельствуют о способности пчел к условнорефлекторной деятельности. Рядом исследований в лаборатории физиологии низших животных выяснено, что по основным показателям — скорости выработки и угашения временной связи, дифференцированию раздражителей, образованию условного тормоза — условнорефлекторная деятельность пчел сходна с высшей нервной деятельностью высших животных (Воскресенская и Лопатина, 1952а, 1952б; Воскресенская, 1955; Лобашев, 1955; Лопатина, 1956).

Проф. М. Е. Лобашев поставил перед нами задачу выяснить способность пчел к образованию условных рефлексов на цепи зрительных раздражителей.

Физиологический анализ инстинкта у пчел невозможен без изучения сложных форм аналитико-синтетической деятельности. В природных условиях пчела постоянно имеет дело не с одним, а целым комплексом раздражителей, при этом, например при полете за взятком или при возвращении в улей, зрительные ориентиры следуют друг за другом в определенной последовательности, образуя как бы целую цепь раздражителей. В этой связи способность пчел образовывать условные рефлексы на цепи раздражителей приобретает особо важное значение как ключ к пониманию вопроса ориентировки пчел в природных условиях. Несомненно, опыты в лабиринте с цепью раздражителей являются лишь начальным, но необходимым звеном такого рода исследований.

Работа проводилась в течение летних сезонов 1955—1956 гг. в с. Павлово (Колтуши). Опыты ставились в лабораторном помещении. Семья кавказских пчел, живущая в двухрамочном паблюдательном улье, имела сообщение с улицей. К отверстию в одной из стенок улья приставлялся лабиринт из прозрачного органического стекла. На рис. 1 представлена схема лабиринта. Лабиринт устанавливался на стеклянную крышку ящика, где помещалась лампочка в 75 вт для освещения лабиринта снизу. В первом или втором колене лабиринта помещалась кормушка с сахарным сиропом. После ряда подкреплений пчелы начинали интенсивно посещать лабиринт и в это время получали индивидуальные метки.

Из массы приходящих пчел выбирались 5—10, регулярно посещающих лабиринт, и с ними начинались опыты по выработке условных рефлексов на трехчленные цепи зрительных раздражителей. Перед применением

словных сигналов уравнивалось пищевое условнорефлекторное значение обоих колен лабиринта. Для этого подкрепление производилось в одном, то в другом колене. То же повторялось и при образовании словных рефлексов, чтобы избежать вмешательства рефлекса на место одкрепления.

Работа велась по двигательной пищевой методике. В качестве пищевого подкрепления служил 50%-й сахарный сироп.

Цепи раздражителей состояли из трех светофильтров, расположенных последовательно друг за другом на расстоянии 0.5 см (рис. 1). Подкрепление производилось после того, как пчела прошла последний раздражитель в цепи.

Регистрировались длительность подхода к месту пищевого подкрепления, продолжительность сосания сиропа и время после конца пищевого подкрепления до ухода в улей. В протокол заносились также двигательные реакции пчелы: вытягивание хоботка, обход условного раздражителя, очистительные движения и др. О появлении условного пищевого рефлекса мы судили по тому, когда при первой смене места расположения цепи раздражителей пчела по условному сигналу проходила к месту подкрепления через то колено лабиринта, где находился условный сигнал.

Критерием укрепления рефлекса служили 5 правильных приходов пчелы к кормушке при действии цепи зрительных раздражителей, независимо от смены места подкрепления.

После этого ставились контрольные испытания с целью выяснения степени синтеза отдельных компонентов трехчленной цепи в единый раздражитель. Для этого исключались отдельные компоненты положительной цепи, изменялся порядок следования компонентов или применялась цепь из раздражителей, ранее в опыте не применявшихся.

Показателем отрицательной реакции служил ориентировочный рефлекс, говорящий о том, что данный раздражитель воспринимается как новый. Ориентировочный рефлекс проявлялся в виде торможения двигательной пищевой реакции: пчела останавливалась, поворачивалась на светофильтре или замедляла время подхода к кормушке. При положительной реакции пчела без задержки проходила к кормушке.

В качестве условных цветовых раздражителей служили интерференционные светофильтры, применялись также светофильтры из стандартной цветной бумаги или плексигласовые кружки, покрытые с внутренней стороны цветным лаком. В тексте и таблицах цвета обозначаются первыми буквами.

В опытах проводилось образование у пчел условных рефлексов на трехчленные цепи зрительных раздражителей (табл. 1). Для ряда пчел — №№ 2, 10, 909, 101 и 5 — цепь состояла из следующих компонентов: голубого (Г), зеленого (З), красного (К). У двух других пчел — № 7 и 106 — состав цепи следующий: фиолетовый (Ф), оранжевый (О), зеленый (З).

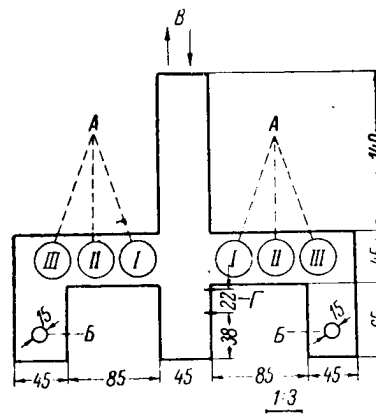


Рис. 1. Схема лабиринта для выработки пищевых двигательных условных рефлексов у пчел на цепи цветных раздражителей.

А — отверстия, где размещались светофильтры; Б — отверстия для помещения кормушек; В — вход в лабиринт и выход в улей; Г — дверца для мечения пчел. Масштаб — в 1 см 3 см.

ТАБЛИЦА 1

Скорость выработки условного рефлекса на трехчленную цепь раздражителей

№ пчелы	Положительная цепь раздражителей	Количество сочетаний для		Число опытных дней
		появления условного рефлекса	упрочения условного рефлекса	
2	I (Г) — II (З) — III (К)	29	158	6
10	I (Г) — II (З) — III (К)	11	153	10
909	I (Г) — II (З) — III (К)	13	92	4
101	I (Г) — II (З) — III (К)	14	138	6
5	I (Г) — II (З) — III (К)	10	143	10
7	I (Ф) — II (О) — III (З)	19	100	3
106	I (Ф) — II (О) — III (З)	5	67	3
	Среднее . .	14	121	6

Результаты опытов показали способность пчел вырабатывать условный рефлекс на трехчленную цепь зрительных раздражителей. Для появления условного рефлекса в среднем потребовалось 14 сочетаний условного раздражителя с пищевым подкреплением, для укрепления рефлекса — 121 сочетание (табл. 1). Скорость выработки условного рефлекса колебалась от 5 до 29 и для укрепления его — от 67 до 158 сочетаний, что объясняется индивидуальной изменчивостью свойств нервной деятельности пчел.

Результаты контрольных испытаний приводятся в табл. 2. В таблице знаком + обозначена положительная реакция на условный раздражитель, знаком 0 отрицательная реакция. Несколько знаков в графе поставлено в случае ряда аналогичных проб. Заглавной буквой отмечается

ТАБЛИЦА 2

Контрольные пробы для доказательства синтеза отдельных компонентов цепи, единый комплексный раздражитель

№ пчелы	Состав положительной цепи	Реакция на различные компоненты и цепи раздражителей в контрольном испытании							Состав новой цепи	От-вет
		I—II—III	I	II	III	III—II—I	II—III—I			
10	I (Г) II (З) III (К)	+++++	0	—	0	—	—	I (Г) II (О) III (З)	0	
909	I (Г) II (З) III (К)	+++++	0	0	—	—	—	—		
101	I (Г) II (З) III (К)	+++++	—	0	—	—	—	—		
4	I (З) II (К) III (Ф)	+++++	0	0	—	+	—	—		
5	I (З) II (К) III (Ф)	+++++	0	00	0	0	—	—		
2	I (З) II (К) III (Ф)	+++++	0	—	0	+	—	—		
6	I (З) II (К) III (Ф)	+++++	00	00	0	0	—	I (Ф)—III (З)	0	
106	I (Ф) II (О) III (З)	+++++	—	—	—	—	—	I (Ф) II (С) III (З)	0	
7	I (Ф) II (О) III (З)	+++++	—	—	—	—	—	I (Ф) II (С) III (З)	0	
1	I (З) II (К) III (Ф)	+++++	—	—	—	+	—	—		
8	I (Р) II (О) III (С)	+++++	—	—	—	—	0	I (Ф) II (Ж) III (С)	0	
7	I (Р) II (О) III (С)	+++++	—	—	—	—	0	—		
9	I (Р) II (О) III (С)	+++++	—	—	—	—	0	—		
11	I (Р) II (О) III (С)	+++++	—	—	—	—	0	—		

цвет условного цветового сигнала. В таблице приводятся результаты контрольных испытаний также на пчелах №№ 4, 5, 2, 1, 6, 8, 7, 9 и 11, не включенных в табл. 1, так как методика выработки условного рефлекса на цепь условных раздражителей была у этих пчел несколько иной.

У всех без исключения пчел применение положительной цепи раздражителей вызвало подряд 5 правильных ответов. Применение отдельных компонентов цепи как изолированно, так и с измененным порядком следования вызывает отрицательную реакцию. Новая цепь раздражителей, ранее не встречавшаяся, также вызывает отрицательную реакцию. Цепь с обратным порядком следования компонентов вызвала положительную реакцию у пчел №№ 1, 2 и 4. Следовательно, отдельные компоненты цепи синтезируются нервной системой пчелы и воспринимаются как одно целое.

Рассматривая скорость выработки условных рефлексов на одиночные раздражители и цепи зрительных раздражителей, нужно отметить, что для выработки прочного условного рефлекса на одиночный раздражитель у пчел требуется всего 5—6 сочетаний условного раздражителя с пищевым подкреплением (Вагнер, 1949; Воскресенская и Лопатина, 1952а), тогда как при выработке условного рефлекса на цепь раздражителей требуется 121 сочетание. Однако это число сочетаний не превышает установленного для получения полного синтеза трехчленной цепи у позвоночных животных: рыб, черепах, птиц, кроликов, собак и обезьян (Бару, Малиновский, Овчинникова, Праздникова, Черномордилов, 1956). Этот факт говорит о высоких аналитико-синтетических способностях нервной системы пчел.

Вывод о том, что при выработке условных рефлексов на цепи раздражителей большую роль играет порядок расположения компонентов цепи, нашел дальнейшее подтверждение и развитие в опытах по дифференцированию цепей раздражителей. Эти опыты проводились в двух вариантах.

В первом варианте (рис. 1) одна цепь цветовых раздражителей служила сигналом пищевого подкрепления, другая — сигналом отсутствия пищи. Положительная цепь раздражителей находилась в одном колене лабиринта, а отрицательная — в другом. Места расположения обеих цепей менялись без определенной последовательности, чтобы избежать образования условного рефлекса на место пищевого подкрепления.

Во втором варианте опытов дифференцировались цепи с прямым и обратным порядком следования компонентов. Цепь из трех цветовых раздражителей помещалась в центральном коридоре лабиринта (рис. 2). При определенном порядке следования раздражителей в цепи пчела получала подкрепление в правом колене лабиринта, при обратном порядке — в левом колене. Следовательно, в этом случае пчела должна была по порядку следования цветовых сигналов дифференцировать двигательную реакцию — поворот в лабиринте. Прямой и обратный порядок

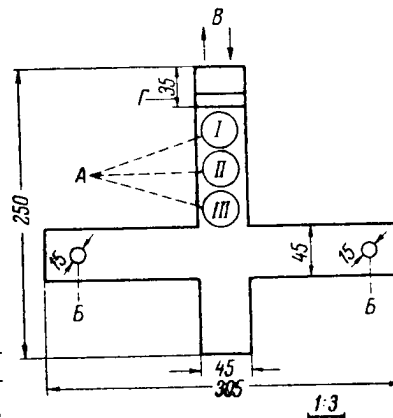


Рис. 2. Схема лабиринта для опытов с дифференцированием цепей раздражителей с прямым и обратным порядком следования компонентов.

Обозначения те же, что на рис. 1.

цепи цветовых сигналов применялись без определенной очередности, чтобы избежать рефлекса на ритм поворота.

Критерием дифференцирования считали 5 правильных приходов пчелы к месту пищевого подкрепления.

Кроме дифференцирования двух трехчленных цепей, вырабатывалась также дифференцировка цепи цветовых раздражителей от одного из ее компонентов.

ТАБЛИЦА 3
Скорость выработки дифференцировок

№ пчелы	Раздражители		Число сочетаний		Число опытов
	положительный	дифференцировочный	появление дифференцировки	упрочение дифференцировки	
10	I (Г) II (З) III (К)	I (Г) —	10	14	1
909	I (Г) II (З) III (К)	I (З) II (Г) III (З)	7	97	3
5	I (Г) II (З) III (К)	— II (З) —	11	99	5
101	I (Г) II (З) III (К)	— II (З) —	9	81	5
7	I (Ф) II (О) III (З)	I (Ф) II (С) III (З)	13	80	4

У первых пяти пчел — № 10, 909, 5, 101 и 7 — дифференцировка вырабатывалась обычным способом (дифференцировочная цепь не подкреплялась). На пчеле № 4 опыт ставился по второму варианту (обе цепи подкреплялись, но в разных коленах лабиринта).

Из наших опытов следует, что для появления дифференцировки необходимо от 7 до 11, а для укрепления — 14—99 применений дифференцировочного раздражителя без подкрепления сахарным сиропом.

Дифференцирование трехчленной цепи от ее первого компонента производилось у пчелы № 10. Для этого потребовалось весьма немного сочетаний — 10 для появления и 14 для укрепления дифференцировочного торможения. По литературным данным, в процессе выработки условного рефлекса на цепь раздражителей торможение запаздывания раньше всего распространяется на первый компонент цепи (Ширкова, 1949; Фирсов, 1952; Бару, 1954; Овчинникова, 1954, и др.). Вероятно, в наших опытах уже в процессе специализации условного рефлекса на цепь этот компонент приобрел достаточно прочное тормозное значение.

У пчел №№ 5 и 101 дифференцировалась трехчленная цепь от среднего компонента. Для этого потребовалось в среднем 10 сочетаний для появления и 90 для укрепления дифференцировки.

Пчелой № 909 дифференцировались две цепи, в состав которых входили общие компоненты, за исключением одного (К), и они различались порядком расположения. Данные цепи дифференцировались после получения 97 сочетаний дифференцировочного раздражителя.

Пчела № 7 с относительной легкостью справилась с задачей дифференцирования двух цепей по среднему члену, тогда как в литературе имеются указания на то, что у других животных наиболее трудно удается дифференцирование по среднему члену цепи (Кунстман, 1923; Фирсов, 1952; Праздникова, 1955).

41 сочетание потребовалось пчеле № 4, чтобы дифференцировать две положительные цепи, которые отличались только порядком следования

компонентов. В процессе выработки как условного рефлекса, так и дифференцировки учитывались разнообразные двигательные реакции пчел, которые могли в какой-то мере отражать функциональное состояние их нервной системы. На рис. 3 приведена динамика двигательных реакций пчелы № 4 в процессе дифференцирования цепей с прямым и обратным порядком следования компонентов.

По мере выработки и укрепления положительного пищевого значения цепи раздражителей наблюдается появление специализированного пищевого рефлекса — вытягивания хоботка, затем, с укреплением рефлекса, — время прохождения пчелами над светофильтрами, число этих реакций возрастает (рис. 3).

О сложности задачи дифференцирования цепей с прямым и обратным порядком следования компонентов говорит появление у пчел негативной реакции по отношению к цветовым раздражителям. В наших опытах это выражалось в том, что пчелы, проходя над светофильтрами, не вступают на ветной кружок, а достигают кормушки, обходя его. Наибольшее число негативных реакций приходится на начальный период выработки дифференцировки.

Исследованиями нашей лаборатории показано, что в процессе выработки дифференцировочного торможения у пчелы наблюдаются

азы иррадиации возбуждения и торможения, которые сопровождаются появлением специализированных движений: потирания хоботка, очистки рыльцев и др. По мере дифференцирования количество этих движений снижается, так как очаг возбуждения, вызванный условным сигналом, приобретает более концентрированный характер.

Особняком стоит реакция возврата пчелы в улей при обратном порядке следования сигналов в цепи. Особенности применяемой методики привели к тому, что обратный порядок расположения раздражителей в цепи становится тоже условным сигналом, но не пищедобывательной реакции, реакции возврата в улей, поэтому только после укрепления обеих цепей как условных сигналов пищевого подкрепления в левом или правом плече лабиринта количество этих реакций снижается.

Эта же особенность методики сказалась и на результатах проб с измененным порядком следования компонентов (табл. 2) после укрепления словного рефлекса на цепь раздражителей. Обратный порядок в трех случаях из пяти вызвал положительную реакцию.

Изложенные результаты опытов позволяют утверждать, что нервная система пчел обладает высокими аналитико-синтетическими способно-

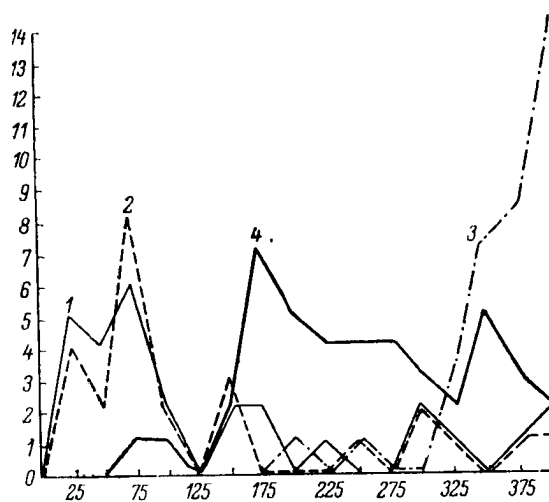


Рис. 3. Динамика двигательных реакций у пчел в процессе дифференцирования прямой и обратной цепей раздражителей.

По оси абсцисс — число сочетаний; по оси ординат — количество реакций на каждые 25 сочетаний. 1 — обходы раздражителя; 2 — реакция возврата в улей при действии дифференцировочной цепи; 3 — реакция вытягивания хоботка; 4 — очистительные движения.

стями в образовании условных связей и дифференцировании сложных раздражителей. Способность пчел к выработке рефлексов на сложные раздражители еще раз подтверждает большое значение условнорефлективных элементов в инстинктивной деятельности пчел.

Выводы

1. У пчел возможно образование пищевого условного рефлекса на трехчленную цепь цветовых раздражителей; для этого потребовалось при нашей методике от 67 до 158 сочетаний условного раздражителя с пищевой подкреплением.
2. Отдельные компоненты, входящие в состав цепи, синтезируются и раздражитель воспринимается как одно целое. После укрепления рефлекса на цепь цветовых раздражителей отдельные ее компоненты, примененные изолированно, или различные их комбинации вызывают отрицательную реакцию.
3. Для осуществления условного рефлекса на цепь цветовых раздражителей необходимо наличие всех компонентов цепи и определенный порядок их следования.
4. У пчел можно выработать дифференцирование цепи цветовых раздражителей как от отдельных компонентов данной цепи, так и двух цепей цветовых раздражителей. Для этого требуется 14—99 применений дифференцировочного раздражителя без подкрепления пищей.

ЛИТЕРАТУРА

- Бару А. В., Журн. высш. нервн. деят., т. IV, в. 5, 1954.
 Бару А. В., О. В. Малиновский, Н. П. Овчинников, Н. В. Праздникова, В. В. Черномордилов, Совещ. по вопр. эволюц. физиол. нервн. сист., Тез. и рефер. докл., Л., 1956.
 Вагнер Н. Торможение и растормаживание условных рефлексов у пчел. Праг, 1949.
 Воскресенская А. К., Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 1, 1955.
 Воскресенская А. К. и Н. Г. Лопатина, Журн. общ. биол., т. XI, № 6, 1952а.
 Воскресенская А. К. и Н. Г. Лопатина, Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. I, 1952б.
 Губин А. Ф., сб. «Опыление красного клевера и пути клеверного семеноводства», М., 1933.
 Кунстман К. И., Изв. Петрогр. научно-иссл. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. V, 1923.
 Лобашев М. Е., Журн. общ. биол., т. XVI, № 2, 1955.
 Лопатина Н. Г., Пчеловодство, № 12, 1956.
 Овчинникова Н. П. Двигательные условные рефлексы на цепи раздражителей у птиц. Дисс. Инст. физиол. АН СССР, Л., 1954.
 Праздникова Н. В., Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 6, 1955.
 Смарагдова Н. Д., сб. «Опыление красного клевера и пути клеверного семеноводства», М., 1933.
 Фирсов Л. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. I, 1952.
 Фриш К. Из жизни пчел. Биомедгиз, М.—Л., 1935.
 Ширкова Г. И., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXVIII, в. 3, 1949.
 Firsch K. Sinnesphysiologie und Sprache der Bienen. Berlin, 1926.

В О П Р О С Ы
КОРТИКО-ВИСЦЕРАЛЬНОЙ
ФИЗИОЛОГИИ И ПАТОЛОГИИ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**О СООТНОШЕНИИ УСЛОВНОГО И БЕЗУСЛОВНОГО РЕФЛЕКСОВ
В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОЧКИ ПРИ НЕВРОТИЧЕСКОМ СОСТОЯНИИ
У СОБАК**

В. Л. БАЛАКШИНА

Лаборатория кортико-висцеральной патологии. Заведующий — И. Т. Курцин)

В настоящее время можно считать установленным, что в основе реакций организма, выполняющих приспособительную функцию, лежат не только безусловные, но и условные рефлексы. В этом направлении представляют специальный интерес исследования И. Т. Курцина с сотрудниками, где на большом экспериментальном материале показан характер нарушений цепных сложнорефлекторных процессов в организме, возникающих при патологическом состоянии коры головного мозга. Следует особо выделить механизмы, регулирующие водный обмен в организме. Среди органов и систем, обеспечивающих относительное осмотическое состояние внутренней для организма среды, у высших животных главным является почка. К. М. Быковым и И. А. Алексеевым-Беркман (1926, 1930), а впоследствии и другими авторами (Лейбсон, 1927; Балакшина, 1954, и др.) были получены данные, свидетельствующие о сложном взаимодействии безусловной и условнорефлекторной деятельности почки. В ряде опубликованных наших исследований (Балакшина, 1954) было показано, как изменяется безусловно-рефлекторная деятельность почки (водный диурез, фильтрация и реабсорбция) при функциональной патологии клеток коры головного мозга (экспериментальные неврозы).

Настоящая работа посвящена изучению условнорефлекторной деятельности почки, нормальной и денервированной при невротическом состоянии.

Методика

В эксперименте были использованы четыре собаки самки. У всех подопытных животных была выработана система условных пищевых слюноотделительных интероцептивных и экстероцептивных рефлексов, положительных и тормозных.

Для определения типологических особенностей нервной системы подопытных собак были использованы тесты из «малого стандарта», предложенного М. С. Колесниковым и В. А. Трошихиным.

У всех собак были образованы условные рефлексы на деятельность почки, у двух собак правая почка была денервирована. Предварительно устанавливался исходный тон безусловнорефлекторной деятельности почек; применялись различные функциональные пробы (водная и солевая нагрузки), позволяющие судить о состоянии процессов фильтрации и реабсорбции. Невротическое состояние вызывалось с помощью ошибки интероцептивного и экстероцептивного условных рефлексов. В ряде опытов, кроме того, функциональное состояние корковых клеток изменялось путем воздействия фармакологическими веществами — кофеином и барбитуратами (люминал,

калипшон). Объем диуреза учитывался за каждые 15 мин. Весь период исследования собаки находились на постоянном пищевом и питьевом режиме.

Краткая характеристика подопытных животных следующая.

Альма — сильный неуравновешенный тип нервной системы. Ранее подвергалась сшибкам. Правая почка денервирована. Мочеточники выведены раздельно, мочевой пузырь сохранен.

Лиска-2 — сильная вариация слабого типа, преобладает процесс торможения. Ранее сшибкам не подвергалась. Мочеточники выведены раздельно.

Дымка — сильный, уравновешенный тип нервной системы. Подвижность нервных процессов хорошо выражена. Подвергался ранее сшибкам. Правая почка денервирована. Мочеточники выведены раздельно.

Зорька — сильная вариация слабого типа нервной системы. Подвергалась ранее сшибкам и травме. Моча собиралась через фистулу мочевого пузыря.

Результаты опытов

В первой серии опытов был установлен исходный фон так называемого спонтанного и водного диуреза и определены исходные величины клубочковой фильтрации и канальцевой реабсорбции. Как видно из данных,

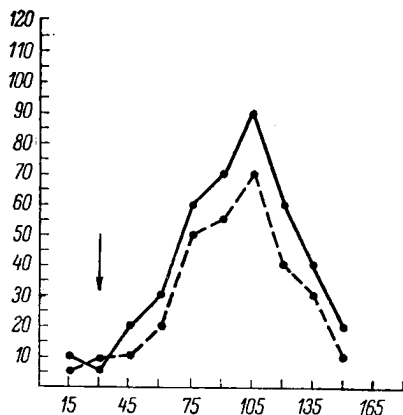


Рис. 1. Характеристика деятельности почек интактной и денервированной у собак до сшибки.

По оси абсцисс — время в мин.; по оси ординат — величина диуреза в мл. Сплошная линия — диурез левой почки; прерывистая линия — диурез правой почки. Стрелка — момент введения воды в желудок.

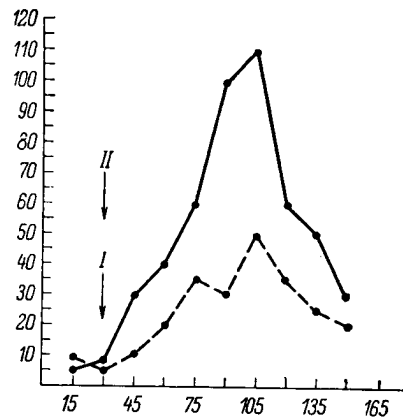


Рис. 2. Динамика условнорефлекторного и безусловнорефлекторного диуреза у собак до сшибки.

Сплошная линия — водный диурез; прерывистая линия — условнорефлекторный диурез. Стрелка I — момент введения воды в желудок; стрелка II — начало действия условного раздражителя. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

приведенных на рис. 1, безусловнорефлекторная деятельность правой и левой почек совпадает. Ни у одной из подопытных собак не обнаруживалась асимметрия в деятельности почек. После водной нагрузки диурез повышает исходный фон на 70—90%. Динамика диуреза денервированной почки синхронна интактной.

Кривые канальцевой реабсорбции и клубочковой фильтрации свидетельствуют о нормальной деятельности почек собак до сшибки.

Во второй серии опытов у собак были выработаны положительные условные рефлексы на деятельность почки. В качестве условных раздражителей применялись: экстероцептивный звуковой — шум (Альма, Зорька); интероцептивный — ритмическое раздражение механорецепторов тонкой кишки (Дымка, Лиска-2).

В период образования условнорефлекторного диуреза водно-молочная смесь (безусловнорефлекторное подкрепление) вводилась в желудок через басовскую фистулу. Условнорефлекторный диурез был образован значительно быстрее в случае применения условного экстероцептивного раздражителя. Первое время динамика условнорефлекторного диуреза отличалась непостоянством; максимальное выделение из организма воды в ответ на действие условного сигнала в большинстве опытов приходилось на начало второго часа. При сравнении динамики безусловнорефлекторного и условнорефлекторного диуреза отчетливо заметна синхронность процессов (рис. 2).

В количественном отношении показатели условнорефлекторного диуреза являются более низкими, нежели безусловного. Если при водномолочной нагрузке в 400 мл в течение 2½-часового опыта отдельными почками (у Альмы) выводится 70—90 % нагрузки, то после действия условного сигнала за 2½ часа выводится только 40—50 %.

Максимальный подъем диуретической кривой в обоих случаях наблюдается к концу первых полутора часов. Применение фармакологических веществ, повышающих возбудимость корковых клеток, а именно кофеина в дозах 0.3—0.5—0.7 г, вызывает повышение и безусловной и условнорефлекторной реакции. В некоторых опытах при этом условнорефлекторный диурез количественно превышает безусловный.

Применение калипнона в дозах 0.125, 0.25 мг на животное вызывало снижение диуреза как безусловного, так и условнорефлекторного, причем последнего в более значительной форме.

В третьей серии опытов, проводимой уже после сшибки, параллельно исследовались состояние высшей нервной деятельности методом условных рефлексов, безусловнорефлекторная реакция на водную нагрузку и условнорефлекторная деятельность почки.

Было обнаружено, что после сшибки интероцептивных отрицательных и экстероцептивных положительных пищевых условных рефлексов симптомы невротического состояния у Альмы и Дымки проявились лишь на 14-й день.

Признаки функционального нарушения деятельности корковых клеток выражались в снижении величины положительных условных рефлексов, в возникновении гипнотических фаз (парадоксальной, уравнивательной). На 21-й день после сшибки значительно повысился спонтанный диурез, заметно повысилась также и питьевая возбудимость. Такого рода неврогенная полиурия наблюдалась около 2 мес. Сходные результаты были получены в итоге опытов, проведенных и на двух других собаках.

Спонтанный диурез по сравнению с исходным фоном у них также был значительно выше, чем до сшибки. Характерно, что как из правой депервированной, так и из левой интактной почек мочи выделялось больше, чем до сшибки.

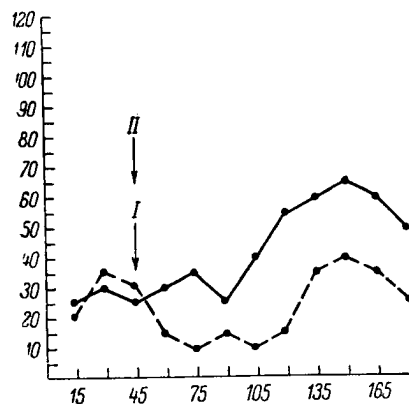


Рис. 3. Характеристика условно- и безусловнорефлекторной деятельности почек после сшибки.

Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

Сравнение безусловнорефлекторной реакции на водную нагрузку с динамикой условнорефлекторной деятельности почки (на фоне невроза) выявило следующие закономерности, представленные на рис. 3.

Прежде всего изменилась динамика безусловнорефлекторного процесса. Подъем кривой, характеризующий максимальный диурез, передвинулся к 3-му часу опыта (Альма) и к концу 2-го часа в опытах с Динкой и Лиской. Количественный показатель выведения нагрузки снизился до 30%. Показатели фильтрации и реабсорбции также свидетельствовали об изменении после сшибки не только динамической, но и осмотической работы почки.

Интерес представляют данные, полученные при анализе условнорефлекторной реакции почки. Именно после сшибки ни в одном случае не удавалось обнаружить параллелизма (четко проявлявшегося до сшибки) в условнорефлекторной и безусловной деятельности органа. Изменения динамики условнорефлекторного диуреза наблюдались у всех собак и были весьма сходными по типу.

В условиях развившегося невроза условный сигнал, в норме обычно стимулирующий диурез, теперь вначале вызывал снижение диуреза (в некоторых опытах весьма значительное), с последующим неравномерным нарастанием. При этом отмечалось, что денервированная почка реагировала на условный сигнал менее интенсивно, чем интактная.

Развивающаяся при неврозе стойкая полиурия несомненно свидетельствует о том, что нарушение кортикальной регуляции деятельности почки происходит при участии и нижележащих этажей центральной нервной системы. При этом угнетается, видимо, деятельность гипофизарно-гипоталамической системы, в результате чего выпадает антидиуретический фактор, не поступающий в кровь гормоны гипофиза, что влечет за собой весьма интенсивное, порой патологическое, выведение воды из организма.

В норме условный раздражитель, сигнализирующий о поступлении избытка воды в организм, в конечном результате затормаживает деятельность гипофиза, что и приводит к повышенному диурезу и выравниванию осмотического равновесия.

При обсуждении полученных результатов неизбежно возникает вопрос: почему в случае неврогенной полиурии условный сигнал влечет за собой снижение диуреза. Нам кажется, что в этом выявляется компенсаторная роль коры головного мозга, имеющая значение даже в период функционального ослабления деятельности корковых клеток.

Снижение условнорефлекторной реакции денервированной почки свидетельствует о функциональных перестройках, происходящих при неврозе и в гуморальном звене рефлекса.

Мнение ряда зарубежных авторов обобщает точку зрения Вернея (Verney, 1947), полагающего, что решающим моментом в осуществлении диуреза и постоянной регуляции его является осмотический фактор. Несомненно, что он играет большую роль в происхождении диуреза. Однако наличие условнорефлекторной регуляции деятельности почки прежде всего указывает на то, что в тонкой регуляции выделения антидиуретического гормона в кровь главную роль играют центральные нервные механизмы.

Выводы

1. При невротическом состоянии, вызванном нарушением интероцептивной и экстероцептивной сигнализации, изменяется нормальное соотношение в безусловно- и условнорефлекторной деятельности почки.

2. Компенсаторная роль коры головного мозга по отношению к деятельности почки проявляется в начальных фазах невроза.
3. Полученные данные указывают на значительную роль невротического фактора в патогенезе расстройств водного обмена.

ЛИТЕРАТУРА

- Слакшина В. Л., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954.
- Буклов К. М. и И. А. Алексеев-Беркман, Тр. II, Всесоюзн. съезда физиологов, Л., 1926.
- Буклов К. М. и И. А. Алексеев-Беркман) K. M. B u k o w und J. A. A l e x e j e w-B e r k m a n n, Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 224, H. 6, 1930.
- Эйбсон Л. Г., Русск. физиол. журн., т. X, в. 3—4, 1927.
- Эйбсону Е. В., Proc. Roy. Soc., 135, 1947.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВЫСШИМ
ОТДЕЛАМИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ
И ОКОЛОЩИТОВИДНЫМИ ЖЕЛЕЗАМИ**

И. Ф. БАРАНОВА

(Лаборатория физиологии желез внутренней секреции. Заведующая —
Е. П. Сперанская)

Вопросу нервной регуляции околощитовидных желез, в том чис. и вопросу взаимоотношения между функцией этих желез и высшими о. делами центральной нервной системы, посвящено очень небольшое кол. чество экспериментальных исследований [см. обзор у Генеса (1955)].

И. О. Зевальд (1947, 1949) наблюдал изменение функционального с. стояния коры головного мозга при понижении функции околощитови. ных желез. Полученные в нашей лаборатории данные (Баранова, 195. 1954, 1955; Мартыненко, 1955) указывают на наличие определенн. функциональных взаимоотношений между высшими отделами централ. ной нервной системы и околощитовидными железами. Бенетато, Опр. ишу Тудораш и Кон-Деревенко (Benetato, Opreșiu, Tudoraș și Koh. Denevenco, 1954) отмечали влияние коры головного мозга на функци. околощитовидных желез. Авторы сочетали в течение ряда опытов г. покальцемию, полученную путем введения животному щавелевоки. лого натрия, с условным раздражителем — звонком. После закреплен. этого условного рефлекса у животных наблюдалось на звонок увеличен. содержания кальция в крови, что зависело от усиления секреции гормо. околощитовидных желез.

В настоящем исследовании для изучения взаимоотношения межд. высшими отделами центральной нервной системы и околощитовидным. железами мы пользовались условнорефлекторной двигательной (с разли. ным безусловным подкреплением) и секреторной пищевой методикам. Различные методики для исследования условных рефлексов применяли. в связи с тем, что после удаления околощитовидных желез иногда набл. дается ряд расстройств (понижение зрения, слуха, тактильной чувств. тельности и др.), которые затрудняют проведение опытов.

Работа проводилась на трех собаках, у которых был выработан опр. деленный стереотип условных рефлексов, состоящий из положительных. условных раздражителей (звонок, свет, метроном 120 ударов в минут. и дифференцировочного раздражителя (метроном 60 ударов в минут. у).

После того как условные рефлексы были выработаны, производи. лось частичное удаление околощитовидных желез. Удалялось тольк. около $\frac{3}{4}$ из всех видимых желез, с целью получить у животного так н. зываемое состояние скрытой тетании. После операции собаки содержи. лись на молочно-хлебной диете. Из пищевого рациона исключалось мяс.

связи с тем, что оно усиливает проявление недостаточности околощитовидных желез, вызванной операцией, и увеличивает интоксикацию. Мена обычного пищевого рациона молочно-хлебным у нормальных собак в условиях наших опытов не сказывалась на условнорефлекторной деятельности и уровне кальция в сыворотке крови.

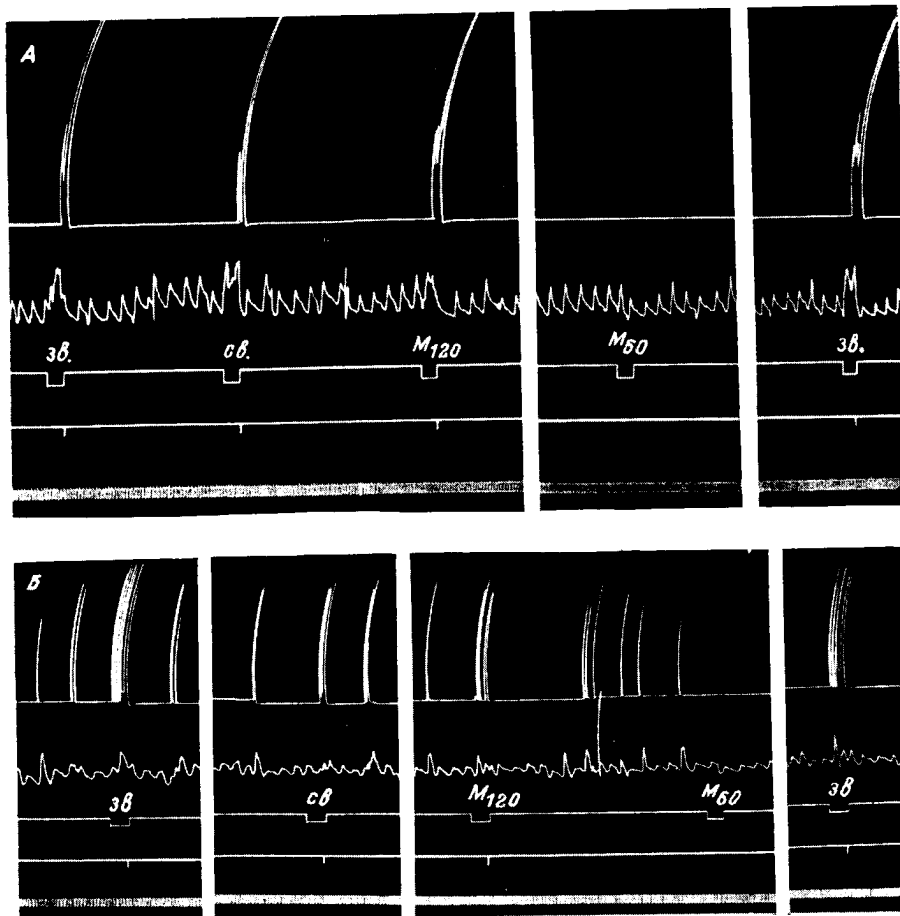


Рис. 1. Запись условной и безусловной двигательных реакций (собака Королек).

А — до операции (Са — 12.3 мг%); Б — после операции (Са — 7.8 мг%). Сверху вниз: движение задней конечности; дыхание; отметка условного раздражителя; отметка безусловного раздражителя (пассивное сгибание задней конечности); отметка времени (1 сек.).

Судорожные приступы, которые наступали иногда у собак после операции, устранялись внутривенным введением раствора Рингера—Локка утроенным количеством кальция (70 мл на 1 кг веса).

Данное исследование ставило две задачи: 1) установить, как при недостаточности околощитовидных желез изменяется высшая нервная деятельность и 2) проследить, с другой стороны, как изменение функционального состояния коры головного мозга, вызванное спазмами, сказывается на состоянии скрытой тетании. Спазма производилась следующим

образом: три раза на протяжении опыта применялся положительный условный раздражитель (M_{120}) без подкрепления (пассивное сгибание задней конечности, раздражение слабым электрическим током), в чередовании с дифференцировочным раздражителем (M_{60}), который длился 5 сек. При работе с пищевой методикой один раз на протяжении опы-

та не производилось пищевого подкрепления положительного раздражителя (M_{120}), длившегося 30 сек.

У собаки Королек изучали условные двигательные рефлексы безусловным раздражителем являлось пассивное сгибание задней конечности. Содержание кальция (Ca) в сыворотке крови до операции было в среднем 12.6 мг % (на протяжении 2 мес.).

Через 6 дней после операции удаления околощитовидных желез наблюдалось снижение Ca в крови 12.2 до 9.1 мг %, а также изменение со стороны условнорефлекторной деятельности животного: отсутствовала реакция на положительные раздражители (звонок, свет), была заторможена дифференцировка. Ухудшилось также общее состояние животного, появились фибриллярные подергивания мышц, наблюдалось учащение сердцебиений, повысилась общая двигательная реакция.

В дальнейшем на протяжении недель наблюдалось снижение содержания Ca в сыворотке крови, ухудшалась условнорефлекторная деятельность: отсутствовала реакция на все положительные раздражители и наблюдалась ультрапарадоксальная фаза. На 16-й и на 20-й день после операции, при Ca в крови 5.6

4.5 мг %, наступили судорожные при-

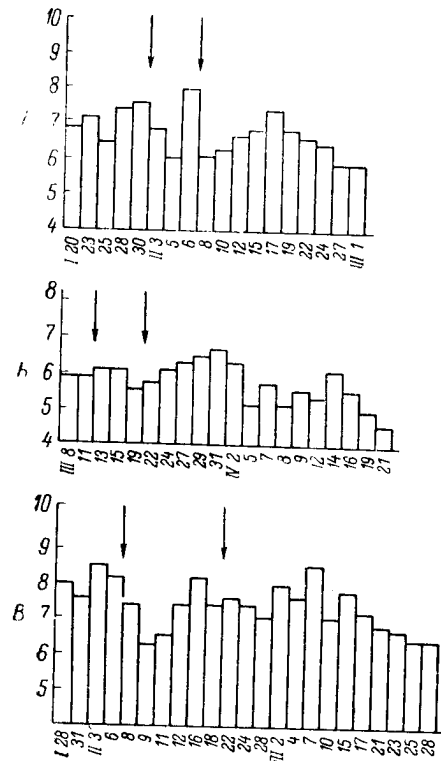


Рис. 2. Содержание Ca сыворотки крови у собаки Королек (А — первая и В — вторая сшибка) и собаки Рекс (В — первая сшибка).

По оси абсцисс — дата опыта; по оси ординат — содержание кальция в сыворотке крови (в мг %). Стрелками обозначены начало и конец сшибки.

ступы, которые были прекращены внутривенным вливанием раствора Рингера—Локка с утроенным количеством Ca. Для предотвращения дальнейшего развития тетании собаке стали давать ежедневно с пищей углекислый кальций. Содержание Ca в крови при этом повысилось до 7.9–8.6 мг %, улучшилось общее состояние животного, и восстановились условные рефлексы. В отдельные опытные дни отсутствовала дифференцировка. Изменился также характер двигательной реакции на условный раздражитель (многократное подергивание вместо одного поднятия лапы) и появились отсутствовавшие до операции сгибания конечности в периоды между раздражителями (рис. 1, А, В).

Следует отметить, что в первый период наблюдения (1 мес.) можно было отметить определенный параллелизм между уровнем Ca в крови и условнорефлекторной деятельностью животного.

Понижение содержания кальция в крови сопровождалось нарушением высшей нервной деятельности. С повышением уровня кальция условно-рефлекторная деятельность восст анаглизалась.

Для изучения влияния высших отделов центральной нервной системы на течение паратиреопривной тетании у этой собаки было проделано вышеописанным способом четыре сшибки, которые проводились в условиях различной степени недостаточности околощитовидных желез, при различном содержании Са в крови. Содержание Са регулировалось включением в пищу углекислого кальция и отменой его.

Опыты со сшибками проводились на протяжении 4—7 дней. Наблюдения над животными после сшибок длились до 2 мес. Во время сшибки наблюдалось колебание содержания Са в крови иногда довольно значительное, условные рефлексы в эти дни заметных отклонений от нормы не давали.

После сшибок, каждая из которых производилась на все более и более низком исходном уровне Са (8.5, 7.5, 6.2 и 4.8 мг%), только в первом случае наблюдалось повышение уровня Са в крови после окончания сшибки, при последующих сшибках было отмечено сначала повышение, потом понижение уровня Са крови. В дальнейшем (через 1½—2 недели) содержание Са устанавливалось на постоянном, но более низком, чем до сшибки, уровне (рис. 2, А, В). Условнорефлекторная деятельность после окончания сшибок резко нарушалась — выпадала реакция то на один, то на два положительных условных раздражителя, почти во всех опытах отсутствовала дифференцировка. Эти нарушения высшей нервной деятельности совпадали с колебаниями уровня Са, наблюдающимися после сшибки (повышение и последующее понижение). После того как Са устанавливался на сравнительно постоянном уровне, наблюдалось восстановление выработанного стереотипа. После сшибки ухудшалось также общее состояние животного и появлялись все вышеописанные симптомы тетании, характеризующие недостаточность околощитовидных желез.

Следует отметить, что условнорефлекторная деятельность и общее состояние животного приходят к норме к концу третьей недели после окончания сшибки даже в том случае, если содержание Са устанавливается на низком уровне.

У собаки Рекс был выработан стереотип условных двигательнорефлекторных рефлексов, безусловным раздражителем был слабый электрический ток. Содержание Са в сыворотке крови до операции частичного удаления околощитовидных желез было в среднем 11.7 мг% (наблюдения в течение 1 мес.). Непосредственно перед операцией содержание Са в крови было 12.0 мг%. После операции на протяжении 10 дней наблюдалось снижение уровня Са крови до 5.8 мг%. Два раза в течение этого периода наступали судорожные приступы при содержании Са в крови: один раз 7.5 мг%, а второй раз — 5.8 мг%. Наблюдались нарушения условнорефлекторной деятельности: отсутствовала реакция на звонок; как при первом, так и при втором применении и в ряде опытов отсутствовала дифференцировка.

Введение в пищевой рацион углекислого кальция у этой собаки вызвало повышение уровня Са в крови, но не вело к восстановлению условнорефлекторной деятельности. Общее состояние животного улучшалось.

На фоне различного содержания Са и при различном состоянии животного изучали влияние сшибок на высшую нервную деятельность собаки. Уровень Са крови меняли, вводя в пищевой рацион или отменяя углекислый кальций.

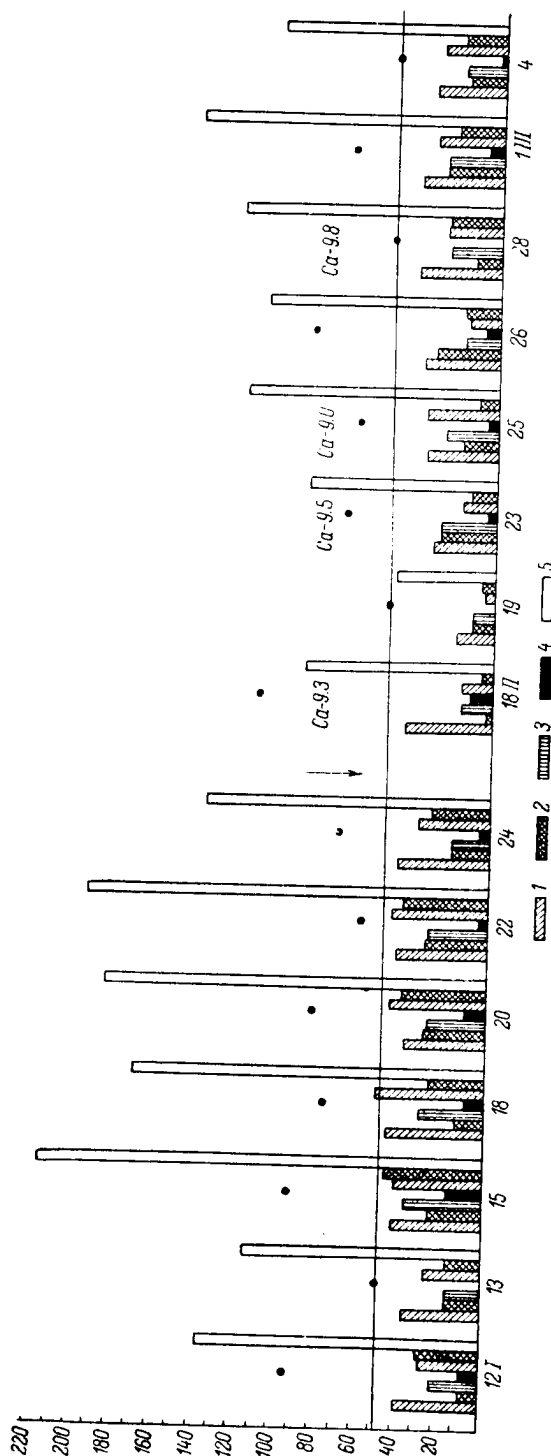


Рис. 3. Величина слюнных условных рефлексов собаки Герой до и после операции частичного удаления околоушковых желез.

По оси абсцисс — дата опыта; по оси ординат — величина слюноотделения в мм шкалы. Линия, параллельная оси абсцисс, — нулевая линия для отсчета процента дифференцировки (обозначается точками). (трехкратной обозначен момент операции. 1 — свет, 2 — М.о., 3 — М.о., 4 — М.о., 5 — сумма условных положительных рефлексов.

Было проделано 3 сшибки в течение 12 дней. Изменение содержания а в сыворотке крови после сшибок происходило с той же закономерностью, как и у предыдущей собаки, а именно; после окончания сшибки наблюдалось повышение уровня Са с последующим понижением до 6.5—6.0 мг% (до сшибок содержание а было 10.4, 8.8 и 7.0 мг% — ис. 2, В).

Условные рефлексы, которые были неустойчивы после операции и не восстанавливались даже при введении пищевой рацион углекислого кальция и повышении уровня Са в крови, после первой сшибки значительно улучшились. Появилась реакция на все условные положительные раздражители, эта в отдельных опытах истормаживалась дифференцировка. Через две недели после первой сшибки условные рефлексы полностью восстановились и были даже более постоянными, чем до операции, несмотря на то, что в отдельные опытные дни содержание Са в крови составляло 6.5 мг%.

Вторая и третья сшибки, которые вызвали, как было сказано, изменение уровня а в сыворотке крови, не отразились существенным образом на условных рефлексах. словнорефлекторная деятельность животного осталась, несмотря на понижение уровня Са, относительно устойчивой: выпадала только некоторые опытные дни реакция на тот или иной положительный раздражитель (звонок, свет, M_{120}).

У третьей собаки, Герой, али выработаны условные пищевые рефлексы. Содержание Са в сыворотке крови до операции было в среднем 12.0 мг% (наблюдения производились в течение 3 мес.).

После частичного удаления околощитовидных желез Са в крови снился до 9.3 мг%, наблюдалось уменьшение условных рефлексов, диффе-

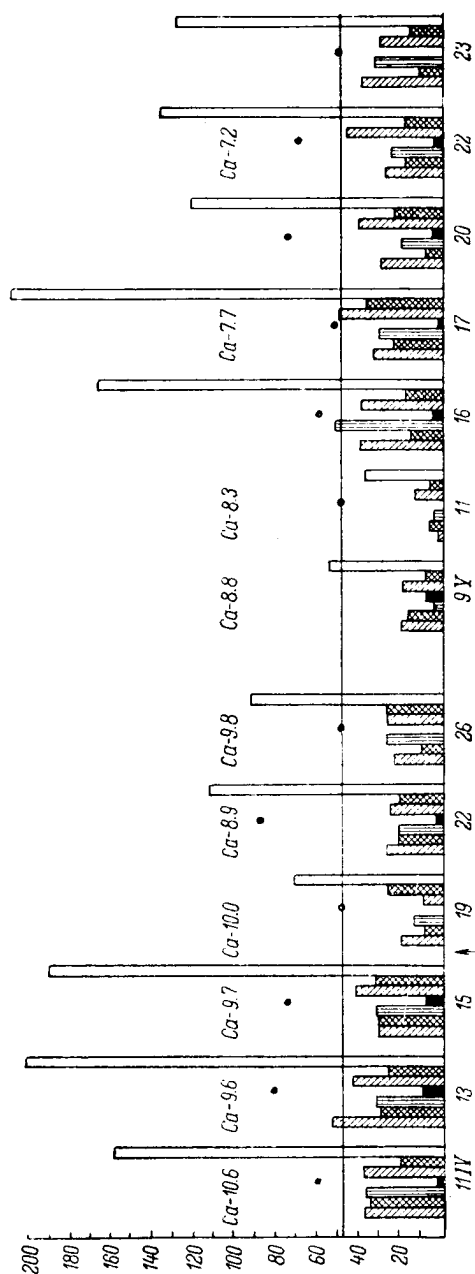


Рис. 4. Величина слюнных условных рефлексов после кормления сырым мясом (собака Герой). Обозначения те же, что на рис. 3. Стрелкой обозначено время окончания кормления.

рецидивировка почти не изменилась (рис. 3). Понижилось также безусловное слюноотделение. На протяжении 1-го месяца, прошедшего с момента операции, содержание Са в крови повысилось до 10.6 мг%, и к концу месяца восстановилась условнорефлекторная деятельность.

С целью углубления интоксикации, возникшей после удаления околощитовидных желез, вместо обычного пищевого рациона собаке на протяжении 7 дней давали сырое мясо (1 кг в день). На 5-й и 6-й день кормления уже отмечалось снижение содержания Са в крови до 9.7 мг%, а после прекращения кормления — изменение высшей нервной деятельности: резкое снижение рефлексов (рис. 4).

В дальнейшем (через 8 мес.) у этой собаки функция околощитовидных желез компенсировалась, условные рефлексы продолжали оставаться высокими, и повторные кормления мясом не сказывались на содержании Са в крови и на условных рефлексах. Две сшибки, сделанные на более низком и более высоком уровне Са, не вызвали изменения содержания Са в крови и нарушения условнорефлекторной деятельности.

Заключение

Таким образом, непосредственно после частичного удаления околощитовидных желез у всех трех обследованных нами животных наступало падение содержания уровня Са в крови и нарушение условнорефлекторной деятельности. При этом страдал как процесс возбуждения, так и тормозный процесс. В дальнейшем проявление патологических явлений по-видимому, зависело от индивидуальных особенностей животных. У двух собак (Королек и Герой) наблюдался некоторый параллелизм между изменением уровня Са в крови и протеканием условнорефлекторной деятельности, у третьей собаки этой зависимости не наблюдалось.

У собаки Герой были отчетливо выражены компенсаторные процессы, проявившиеся в том, что симптомы, характеризующие недостаточность функции желез, вызванные операцией, быстро исчезали, а с другой стороны быстро восстанавливалась условнорефлекторная деятельность. По-видимому, в силу выраженных компенсаторных процессов у этой собаки даже повторные сшибки не могли вызвать изменения функционального состояния желез и нарушения условнорефлекторной деятельности. У двух других собак (Королек и Рекс) сшибки вызывали снижение Са в сыворотке крови, углубление паратиреопривной интоксикации и нарушение высшей нервной деятельности.

Общим и чрезвычайно существенным для всех собак являлось то, что в более отдаленные сроки послеоперационного периода (Герой) и после сшибок (Королек и Рекс) наблюдались нормальная условнорефлекторная деятельность, хорошее общее состояние животного при низком содержании Са в сыворотке крови, тогда как непосредственно после операции наблюдались нарушения функции околощитовидных желез, которые выражались в значительном снижении содержания Са в крови. Эти наблюдения также, по-видимому, указывают на то, что на определенной стадии развития паратиреопривной недостаточности включаются компенсаторные механизмы, которые обеспечивают приспособление организма к новым условиям, несмотря на то, что недостаточность функции околощитовидных желез продолжает нарастать (Сперанская, 1957).

ЛИТЕРАТУРА

- Б а р а н о в а Н. Ф., Совец. по пробл. кортикальной регуляции желез внутр. секреции, Тез. докл., Л., 1953.
- Б а р а н о в а Н. Ф., Тез. докл. на объедин. сессии Всесоюзн. и Украинск. институтэкспер. эндокринологии, посвящ. 300-летию воссоед. Украины с Россией, М., 1954.
- Б а р а н о в а Н. Ф., Пробл. эндокринол. и гормонотерапии, т. I, № 2, 1955.
- Г е н е с С. Г. Первная система и внутренняя секреция. Медгиз, М., 1955.
- З е в а л ь д Л. О., Тр. Инст. эволюц. физиол. и патол. высш. нервн. деят. им. им. И. П. Павлова (Колтуши), т. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1947.
- З е в а л ь д Л. О., Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, т. XVI, 1949.
- М а р т ы н е н к о М. П. О влиянии функционального состояния коры головного мозга на течение паратиреопривной тетании. Автореф. дисс. Л., 1955.
- С п е р а н с к а я Е. Н., Физиол. журн. СССР, т. XLIII, № 7, 1957.
- B e n e t a t o G r., C. O p r i ş i u, T. Tudoraşi V. K o h n-D e r e v e n c o, Comuniçarile Acad.Republ. Romîne, T. IV, № 11—12, 1954.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**О СОДЕРЖАНИИ ИНСУЛИНА В ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ
В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ ПУТИ ЕГО ПОСТУПЛЕНИЯ
В ВОРОТНУЮ ВЕНУ**

М. Ф. БЕЛОВИНЦЕВА

(Лаборатория физиологии желез внутренней секреции. Заведующая
Е. Н. Сперанская)

В предыдущих исследованиях нами было обнаружено, что перевязка поджелудочно-двенадцатиперстной вены, равно как и пересадка устья этой вены из воротной в нижнюю полую вену, вызывают изменения функций печени: понижается содержание гликогена печени, и снижается активность холинэстеразы ткани печени (Беловинцева, 1957а), нарушается течение сахарных кривых при углеводных нагрузках *per os* и внутривенных (Беловинцева, 1957б), меняется способность печени синтезировать парные эфирсерные соединения (Беловинцева, 1956). Эти наблюдения показали, что путь поступления гормонов поджелудочной железы к печени имеет существенное значение для функционального состояния этого органа. С целью выяснения причин описанных нарушений, в частности изменения алиментарных сахарных кривых, был поставлен вопрос о том, не меняется ли количество инсулина в периферической крови в условиях нарушения его естественного пути оттока от поджелудочной железы. Этому вопросу и посвящено настоящее сообщение.

Проведена серия наблюдений с количественным определением инсулина в периферической крови подопытных животных до и после операции перевязки поджелудочно-двенадцатиперстной вены, а также пересадки устья этой вены из воротной в нижнюю полую вену (Сперанская, 1957). Метод биологического тестирования инсулина по уровню сахара крови белых мышей нашел себе широкое применение наряду с другими количественными методами определения этого гормона в крови (например, по изолированной диафрагме белых крыс — Vallance-Owen а. Hurlock, 1954). Так, в лаборатории проф. Е. С. Лондона метод тестирования инсулина на мышах был успешно использован для выяснения сложных вопросов динамики инкреции инсулина (Лондон и Кочнева, 1931, 1934), а также в клинике для определения количества инсулина в крови больных диабетом (Барбас и Шулутко, 1935). В нашей лаборатории этот метод был применен в исследованиях по изучению условнорефлекторной инкреции инсулина (Митюшов, 1954). Метод тестирования инсулина на мышах основан на том, что у мышей уровень сахара крови понижается, если им ввести кровь другого животного, содержащую инсулин. Более резкое снижение уровня сахара крови у мышей происходит при выпрыскивании им крови животного, у которого имеет место усиленная инкреция инсулина под влиянием введенной в организм глюкозы.

Методика

Наши опыты проводились на кроликах и собаках следующим образом: у собаки или кролика натошак бралась кровь из краевой вены уха в количестве 0.6 мл и вводилась по 0.2 мл трем мышам под кожу живота. Затем подопытному животному внутривенно вводился 40%-й раствор глюкозы в количестве 3 мл (кролику) и 10 мл (собаке), что вызывало у них усиленную секрецию инсулина. Через 15 мин. после введения раствора глюкозы у подопытного животного снова бралась кровь и вприскивалась трем другим мышам. Через 2 часа после введения тестируемой крови все мыши декарпитировались и у них определялся уровень сахара крови. Определение сахара крови производилось по методу Хагедорна—Иенсена. Чтобы нивелировать индивидуальные колебания уровня сахара крови трех мышей, вычислялась средняя арифметическая величина. В расчет принимались лишь те опыты, в которых колебания сахара крови мышей отличались между собой не более, чем на 20 мг%.

До определения уровня сахара в крови мыши голодали около 3 часов; собаки и кролики брались на опыт для определения инсулина в крови спустя 15—18 часов после последнего приема пищи.

Сравнивая среднее содержание сахара крови мышей, которым вводили кровь собаки или кролика до нагрузки глюкозой и через 15 мин. после нагрузки, судили о количестве инсулина в крови подопытного животного.

Результаты опытов

Под наблюдением находились 3 кролика и 5 собак. Четырем собакам была произведена операция пересадки устья поджелудочно-двенадцатиперстной вены из воротной в нижнюю полую вену, 1 собаке и 3 кроликам — перевязка вен поджелудочной железы. Как указывалось ранее (Беловицева, 1957б), оба оперативных вмешательства вызывают однотипные изменения в протекании гликемических кривых, а потому и количественное определение инсулина в периферической крови мы проводили на животных, оперированных этими двумя способами, считая, что оба воздействия вызывают нарушение пути поступления инсулина в воротную вену.

Всего поставлено 69 опытов; из них 27 опытов на животных до операции (18 опытов на кроликах и 9 на собаках) и 42 опыта на животных после упомянутых выше операций (16 опытов на кроликах и 26 на собаках). Животные брались на опыт для определения инсулина в периферической крови в различные сроки после операций, начиная с 3—5 суток и кончая 1—2 месяцами.

В 26 опытах из 27, поставленных на животных в контрольный период, имело место уменьшение сахара крови мышей, которым вводилась кровь подопытного животного после углеводной нагрузки (см. рисунок, I, A и II, A). Из рисунка видно, что до операции наблюдалось более низкое содержание сахара крови мышей, которым вводили кровь кролика (I, A) или собаки (II, A) после углеводной нагрузки. В среднем понижение уровня сахара крови мышей составляло около 9 мг% в опытах на кроликах и 9.2 мг% — на собаках.

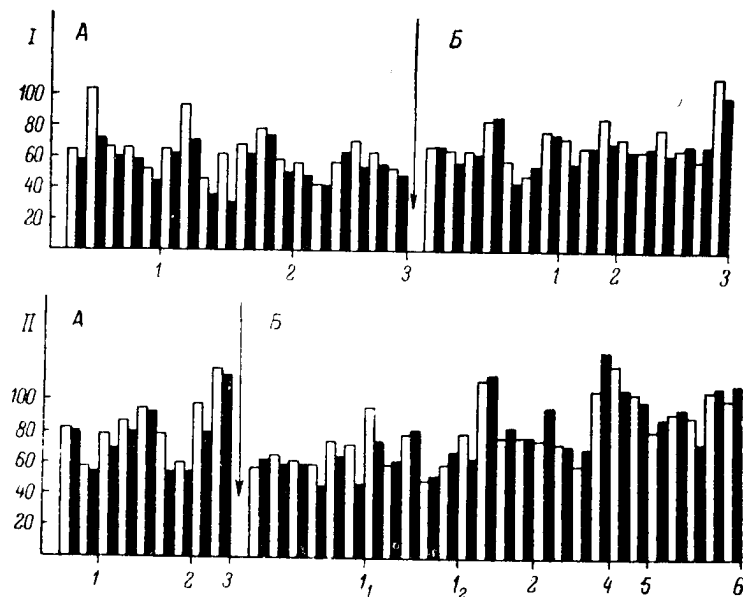
Эти данные свидетельствуют о повышении секреции инсулина поджелудочной железой в ответ на введенную глюкозу у животных в дооперационный период.

Однако после операции, изменяющей путь поступления инсулина в систему воротной вены, выявилось некоторое нарушение секреции инсулина как в опытах на кроликах, так особенно и в опытах на собаках. У кроликов в 7 из 16 опытов кровь подопытного животного после углеводной нагрузки не оказывала заметно гипогликемизирующего действия на уровень сахара крови мышей (I, B). Из 27 опытов, поставленных на собаках, эти нарушения имели место в 15 опытах, — т. е. кровь животного

после углеводной нагрузки содержала, по-видимому, меньшее количество инсулина.

В среднем понижение сахара крови мышей, которым вводилась кровь оперированного животного после углеводной нагрузки, составляло теперь 4 мг % вместо 9 мг %, имевших место в контрольный период в опытах, поставленных на кроликах, и 0.5 мг % вместо 9.2 мг % — в опытах на собаках.

Таким образом, после операции, изменяющей путь поступления гормонов поджелудочной железы в печень, количественное определение инсу-



Изменение уровня сахара крови мышей после введения им крови подопытных животных: кроликов (I) и собак (II).

По оси абсцисс — отдельные опыты; по оси ординат — сахар крови (в мг %). А — опыты, поставленные до операции; Б — то же после операции. Белые столбики — до, черные — после углеводной нагрузки. Стрелками указан момент операции: I: 1 — кролик Белый, 2 — кролик Серый, 3 — кролик Серый 2-й; II: 1 (1₁, 1₂) — собака Арапка, 2 — собака Черный, 3 — собака Ангара, 4 — собака Хмурый, 5 — собака Джек, и 6 — собака Орлик.

лина обнаружило пониженное по сравнению с контрольным периодом содержание этого гормона в периферической крови у животного через 15 мин. после введения глюкозы.

Следует отметить, что уменьшение количества гормона в крови наиболее часто наблюдалось в опытах, поставленных на животных в ближайшие сроки после операции: на 3-е, 5-е, 11-е сутки. В эти же сроки обнаружены значительные нарушения в протекании гликемических кривых при углеводных нагрузках рег ос: увеличение гипергликемического и постгипергликемического коэффициентов — диабетический характер алиментарных сахарных кривых (Беловинцева, 1956).

Более отдаленные послеоперационные сроки характеризуются нормализацией течения сахарных кривых, а также нормализацией содержания инсулина в периферической крови.

Полученные данные позволяют заключить, что нарушение пути поступления инсулина к печени приводит к некоторому уменьшению количества гормона, циркулирующего в периферической крови и определяемого по тесту белых мышей. В половине поставленных опытов кровь периферизованных животных через 15 мин. после внутривенного введения глюкозы оказывала меньшее сахаропонижающее действие на уровень сахара крови мышей, чем это имело место в контрольный период исследования. Изменения, вызванные оперативным вмешательством, связаны, по-видимому, с нарушением нервной регуляции уровня сахара крови (Перанская, 1956) и, возможно, нарушением инкреции инсулина.

Наши исследования в этом направлении продолжаются.

ЛИТЕРАТУРА

- Арбас М. И. и И. Б. Шулутко, *Арх. биол. наук*, т. XXXVII, в. 1, 1935.
- Селовинцева М. Ф., *Совещ. по вопр. роли нейрогумор. и эндокр. факторов в деят. нервн. сист. в норме и патологии. Тез. докл.*, Л., 1956.
- Селовинцева М. Ф., *Пробл. эндокринологии и гормонотерапии*, т. III, № 2, 1957а.
- Селовинцева М. Ф., *Пробл. эндокринологии и гормонотерапии*, т. III, № 3, 1957б.
- Гондон Е. С. и Н. П. Кочнева) E. S. London und N. P. Kotschneff, *Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd. 228, H. 4 u. 5, 1931.
- Гондон Е. С. и Н. П. Кочнева) E. S. London und N. P. Kotschneff, *Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd. 234, H. 2, 1934.
- Итюшов М. И., *Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР*, т. III, 1954.
- Перанская Е. Н., *Совещ. по вопр. роли нейрогумор. и эндокр. факторов в деят. нервн. сист. в норме и патологии. Тез. докл.*, Л., 1956.
- Перанская Е. Н., *Физиол. журн. СССР*, т. XLIII, № 2, 1957.
- Callanсе-Owen J. and B. Hurlock, *Lancet*, v. CCLXVI, № 6802 (v. I, № II), 1954.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИНТЕРОЦЕПТИВНЫЙ КОМПОНЕНТ В МЕХАНИЗМЕ РАЗВИТИ
НЕКОТОРЫХ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ**

*И. Е. ГАНЕЛИНА, Н. Г. ЗИМОВАЯ, О. В. ИЛЬИНСКИЙ,
В. А. ЛЕВЕДЕВА, В. К. МАРТЫНЮК, О. С. МЕРКУЛОВА,
С. С. МУСЯЩИКОВА, И. П. МЯГКАЯ, Л. И. ОСАДЧИЙ,
Т. В. ПОПОВА, И. С. СЕРЕБРЕННИКОВ, З. И. ТЮТРИМОВА,
В. А. ЧЕРНИЧЕНКО и А. Я. ЯРОШЕВСКИЙ*

(Лаборатория патологической физиологии. Заведующий — В. С. Галкин)

Данная статья ставит своей задачей ознакомление с итогами работ лаборатории за период с июля 1953 по июль 1957 г., когда лабораторию руководил Всеволод Семенович Галкин.

Одним из разделов работы лаборатории явилось исследование интероцептивных рефлексов при некоторых патологических состояниях.¹

В многолетних и методически сложных исследованиях Т. В. Попов (1955а, 1955б, 1956а, 1956б, 1957, 1959) изучались рефлекторные изменения кровяного давления и дыхания при раздражениях механорецепторов внутренних органов (желудка, мочевого пузыря, каротидного синуса) в условиях кислородного голодания, гипогликемии, при экспериментальной лихорадке, при применении различных видов наркотиков, а также в условиях ионизирующей радиации. Опыты проводились на собаках без наркоза с использованием для записи кровяного давления методики предложенной в свое время И. П. Павловым, на специально тренированных для этой цели животных. В процессе развития этих патологических реакций изменения интероцептивных рефлексов носят фазовый характер. В первый период прессорные интероцептивные рефлексы отчетливо повышаются, пороги раздражения интероцепторов заметно снижаются; затем наступает вторая фаза — снижение и полное угнетение рефлексов. В ряде случаев имели место извращенные депрессорные реакции, иногда наблюдалась уравнивательная фаза. Длительность и выраженность указанных фаз при различных патологических состояниях были различны. Полученные Т. В. Поповой данные подтверждали ее прежние наблюдения, проведенные на кошках в условиях острых опытов. Однако в опытах без наркоза фаза угнетения рефлексов оказалась более выраженной.

Аналогичные фазовые изменения при изучении кожно-гальванических рефлексов были получены С. С. Мусящиковой при раздражении механорецепторов желудка у кошек как при введении в организм живот

¹ Ряд работ, излагаемых в этом разделе, был начат в Лаборатории физиологии рецепторов (зав. проф. В. П. Черниговский) и продолжен и закончен в Лаборатории патофизиологии (зав. проф. В. С. Галкин). Это работы И. Е. Ганелиной, Т. В. Поповой, И. П. Мягкой, О. С. Меркуловой и М. Я. Рагнер, В. А. Черниченко.

ного различных доз наркотиков (амитал-натрия и гексенал), так и при воздействии ионизирующей радиации (рис. 1).

После облучения имеет место фазное изменение кожно-гальванических рефлексов и нарушение силовых отношений, а также лейкопения крови в первые дни после облучения.

Характерно, что в опытах С. С. Мусяциковой изменения кожно-гальванического рефлекса оказались более выраженными при общем

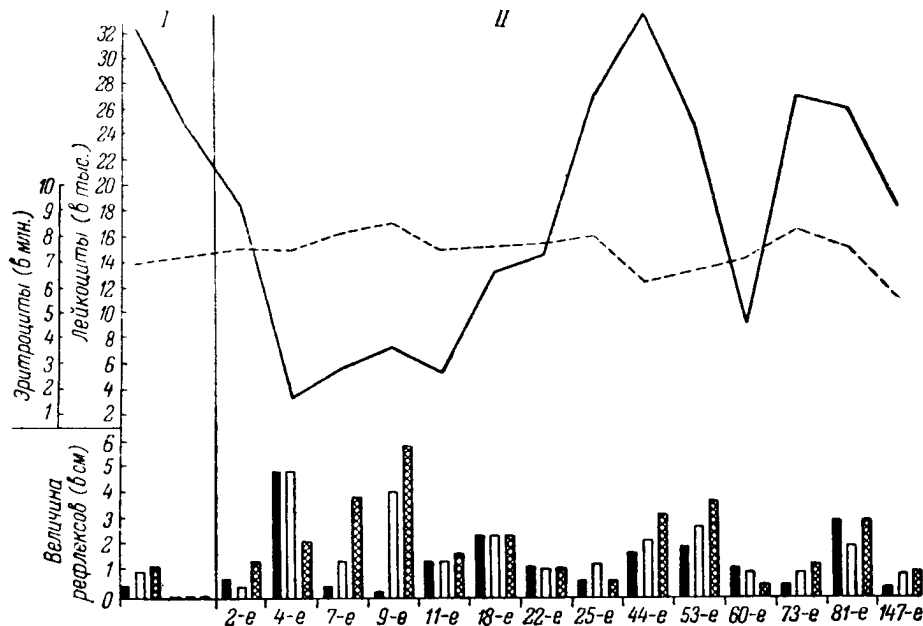


Рис. 1. Изменения кожно-гальванических рефлексов при растяжении механорецепторов желудка и изменения периферической крови после общего облучения кота рентгеновскими лучами в дозе 500 г.

I — до облучения; II — после облучения. Сплошная линия — лейкоциты; прерывистая — эритроциты; черные столбики — величина кожно-гальванического рефлекса при давлении в желудке 4 мм рт. ст.; белые столбики — то же при давлении 60 мм рт. ст.; заштрихованные столбики — то же при давлении 80 мм рт. ст. Цифры внизу обозначают сутки после облучения.

облучении животного по сравнению с экспериментами, в которых облучалась лишь голова. При локальном облучении только лобно-теменной области сдвигов реакций вообще не наблюдалось, так же как и при локальном облучении области желудка.

Исследования А. Я. Ярошевского показали, что общее облучение кошек изменяло характер лейкоцитарных реакций в ответ на растяжение желудка. Вместо лейкоцитоза наблюдалась лейкопения. Аналогичные, но менее выраженные данные были получены при облучении только головы животного.

В работе В. А. Черниченко (1957) уловлены изменения рефлексов с хеморецепторов кишечника уже в первые часы после облучения животного.

Как видно из изложенных материалов, самые разнообразные патологические состояния вызывают принципиально сходные изменения интероцептивных безусловных рефлексов, которые можно рассматривать как

неспецифические реакции парабиотического типа, установленные впервые Н. Е. Введенским на первно-мышечном препарате. Вряд ли они имеют какое-либо отношение к возникновению самого специфического патологического процесса, хотя на последующих стадиях заболевания и не исключено их известное воздействие на скорость и интенсивность его развития.

Неменьший интерес представляет исследование тех интероцептивных рефлексов, которые сами могут явиться непосредственной причиной возникновения патологического процесса. Во-первых, следовало установить особенности интероцептивных реакций не при общих патологических процессах, а в условиях преимущественного поражения какой-либо функциональной системы.

В работе И. П. Мягкой изучались интероцептивные реакции при дизентерийной интоксикации. Как известно, еще в 1941 г. К. М. Быковым и В. Н. Черниговским было доказано, что введение в сосуды перфузируемой петли тонкого кишечника токсинов палочки Флекснера сопровождается рефлекторными реакциями кровяного давления и дыхания. Эти наблюдения были расширены в исследованиях А. Д. Адо и его сотрудников (1952).

В работе И. П. Мягкой (1957а, 1957б) было показано, что у кошек, предварительно подвергнутых дизентерийной интоксикации (токсин палочки Шига и Флекснера), введение токсина в полость перфузируемой кишечной петли фазно меняет реакции кровяного давления при раздражении хеморецепторов кишки никотином. Было установлено, что указанные изменения интероцептивных реакций обязаны токсическому компоненту дизентерийного токсина. Оказалось, что повышение чувствительности хеморецепторов кишечника наблюдается лишь к токсинам микробов кишечной группы. Это позволяет думать о значении изменений интероцептивной импульсации в течении дизентерийной интоксикации.

В работе И. Е. Ганелиной (1954, 1955а, 1955б, 1957а, 1957б), проведенной как в терапевтическом секторе под руководством проф. М. В. Черноруцкого, так и в лаборатории патофизиологии, доказано, что рефлексы с хеморецепторов желудочно-кишечного тракта на сердце по данным ЭКГ заметно изменены по сравнению с нормой у больных атеросклерозом и у больных с различными поражениями желудочно-кишечного тракта. Аналогичные данные были получены в опытах на животных в условиях экспериментального атеросклероза, экспериментального миокардита и экспериментальной низкой обтурационной кишечной непроходимости. В специальных экспериментах автором было доказано, что одним из факторов, повышающих интероцептивные рефлексы в условиях атеросклероза, является холестеринемия. Анализ клинического материала показал, что рефлекторные влияния с хеморецепторов желудочно-кишечного тракта у некоторых больных атеросклерозом могут принимать участие в механизме развития ангинозных болей и инфаркта миокарда.

Изложенные работы И. П. Мягкой и И. Е. Ганелиной показали, что при развитии патологического состояния могут иметь место специфические изменения тех интероцептивных рефлекторных дуг, которые наиболее тесно связаны с пораженной физиологической системой.

К этой же категории исследований, свидетельствующих об участии интероцептивного компонента в развитии патологического состояния, может быть отнесен ряд работ.

В многообразных сериях опытов, проведенных И. С. Серебрянниковым целью изучения механизма вторичного травматического шока, особого внимания заслуживает разработанная им оригинальная модель вторичного травматического шока. Сочетание порогового или подпорогового раздражения соматического афферентного нерва с введением пептона или токсемической жидкости в изолированный перфузируемый каротидный клубочек сопровождалось немедленной шоковой реакцией и смертью животного. Если же раздражение нерва сочеталось с введением указанных раздражителей в денервированный или новокаинизированный каротидный клубочек, шоковая реакция не возникала.

В опытах В. К. Мартынюк изучалась роль interoцептивных рефлексов при гипогликемии (1956). Введение больших доз инсулина в сосуды петли тонкого кишечника вызывало значительное снижение уровня сахара крови. В условиях денервации кишечной петли, а также после обработки рецепторов кишки новокаином уровень сахара после введения петли кишки инсулина изменялся в пределах нормальных колебаний.

Наконец, здесь же может быть упомянута и работа О. С. Меркуловой М. Я. Ратнер (1955), обнаружившая рефлекторное повышение кровяного давления при введении ренина в сосуды перфузируемых почки кишечной петли. Авторы предполагают возможное участие этого рефлекторного interoцептивного компонента в развитии гипертензивного состояния в первые моменты образования и выделения ренина в кровь.

Под руководством В. С. Галкина лаборатория проводила исследования interoцептивного компонента в развитии эпилепсии. Недавно Г. Узюв, С. Божиев и И. Георгиев (1952) показали рефлекторную природу тебриновой эпилепсии, а И. А. Сапов (1953а, 1953б) обосновал экспериментально рефлекторную природу припадка кислородной эпилепсии. Авторы справедливо считают рефлексогенной зоной для тебрины сосудистые рецепторы в области сердца и легких, а для кислорода — рецепторы легких.

В последнее время О. С. Меркуловой (1956а, 1956б, 1957а, 1957б) представлены доказательства роли interoцептивного рефлекторного компонента в возникновении камфорной экспериментальной эпилепсии. Наиболее доказательными являются опыты с перекрестным кровообращением, когда голова реципиента питается преимущественно кровью донора, доступ же собственной крови к головному мозгу реципиента максимально затруднен. Если пороговые дозы камфорного масла вводятся в сонную артерию реципиента (каротидные синусы денервированы) и направляются к его мозгу, припадков эпилепсии или вообще не наступает (80% опытов) или имеет место 1—2 приступа (20% опытов). Когда же раздражитель той же дозе вводится в бедренную вену реципиента, во всех опытах тотчас развивается целая серия приступов. Здесь эпилептогенный агент не попадает в мозг реципиента, а направляется на то же самое сосудистое interoцепторное поле, что и тебрин в опытах Г. Узюнова.

В другой форме опытов было показано, что после предварительной интративеральной инъекции новокаина в плевральную полость введение камфорного масла или совсем не вызывает обычно всегда при этом получающихся приступов эпилепсии или вызывает значительно ослабленное и задержанное их протекание. Предварительные опыты с катетеризацией различных отделов сердечно-сосудистой системы показали, что наибольшее значение в развитии камфорной и пирамидиновой эпилепсии имеет раздражение рецепторов верхней и нижней полой вены и их устья, а также правого предсердия. Так же как и в опытах И. А. Сапова, дву-

сторонняя перерезка большого количества (до 18) задних корешков шейной и грудной области спинного мозга полностью снимала или значительно ослабляла развитие эпилепсии при внутривенном введении камфорного масла.

Принципиальная возможность воздействия на интероцепторы эпителиогенных агентов была показана в опытах с перфузией кишечной петли кошки для камфоры и пирамидона — О. С. Меркуловой, для желчи Хуа-Гуаном, для кардиазола, кардиамина и аммонийных соединений З. И. Тютрюмовой.

З. И. Тютрюмовой было показано, что денервация каротидных синусов облегчает условия для возникновения экспериментальной эпилепсии, вызываемой введением в организм животного пирамидона, пенициллина и аммонийных солей.

Изложенные опыты, как нам представляется, доказывают несомненное участие интероцептивного безусловнорефлекторного компонента в развитии экспериментальной эпилепсии. Значение этих чисто лабораторных фактов становится особенно очевидным, если вспомнить, что клиническая казуистика дает немало примеров, когда приступы эпилепсии у человека развиваются при наличии патологического очага в каком-нибудь внутреннем органе (например, при аппендиците, аневризме сердца и др.), а также при терапевтических воздействиях на рецепторные поля внутренних органов (при промывании желудка, наложении плевмоторакса, применения клизмы и др.).

Среди многих вопросов, посвященных изучению нервных механизмов патологических процессов, проблема наркоза с давних пор привлекала внимание покойного В. С. Галкина.

Известно, что Н. И. Пирогов (1847) и И. М. Сеченов (1860) вводил наркотики (первый — эфир и второй — алкоголь) в сонную артерию по направлению к мозгу и отмечали при этом не наркоз, а судорожный эффект. Эти опыты послужили первым основанием для предположения В. С. Галкина о роли рефлекторного интероцептивного компонента в механизме наркоза организма. Подтверждением этого служили и клинические и экспериментальные данные о более быстром и сильном наркотическом эффекте, вызываемом внутривенным введением наркотиков по сравнению с введением его в бедренную и даже сонную артерию (Галкин Мисюк, 1946; Бухтияров, 1949).

Применив методику перфузии изолированной кишечной петли, Галкин и др. (1955), В. А. Лебедева (1957, 1958) показали, что гексенал и пентотал в концентрациях, обычно применяющихся в клинике (5—10%), оказывают первоначально сильно раздражающее действие на интероцепторы с последующим угнетением их активности. При длительной перфузии кишечной петли теми же наркотиками, но в концентрациях, близких к циркулирующим в крови при наркозе (2—10 мг%), хеморецепторы кишечника постепенно теряют свою возбудимость. В дальнейших опытах было получено торможение кортикальных двигательных эффектов и «спонтанной» двигательной активности животного рефлекторным путем при действии больших доз гексенала (100—200 мг) на интероцепторы кишечника. Следует отметить, что рефлекторное торможение в этих экспериментах наблюдалось в 60% опытов, тогда как торможение при внутривенном введении наблюдалось безотказно каждый раз на значительно меньших дозах гексенала — 10 мг. Наиболее простое объяснение этого факта могло быть дано исходя из представлений о прямом тормозящем действии на

тика, подводимого током крови к нервным клеткам моторной области головного мозга. Однако это не подтвердилось в специальных опытах В. А. Лебедевой. Ею была проведена серия экспериментов в условиях преимущественного кровоснабжения головы реципиента кровью донора, как было описано для опытов с изучением механизмов экспериментальной гипотензии. Полученные результаты показали, что лишь в трети экспериментов введение гексенала в сонную артерию вызывает незначительное

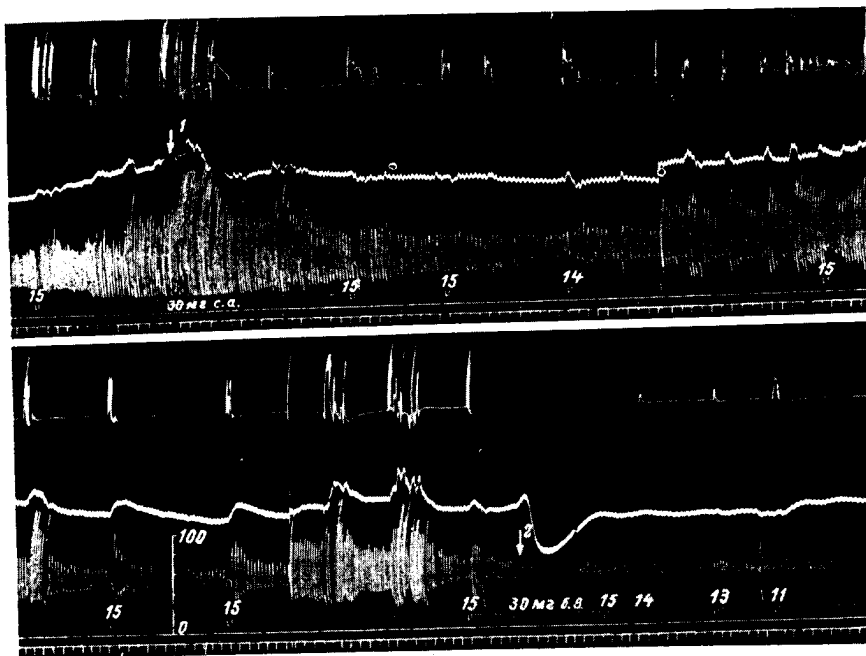


Рис. 2. Опыт с изолированной перфузией головы кота-реципиента кровью кота-донора. Реципиент без наркоза.

1 — введение 30 мг гексенала в сонную артерию реципиента по направлению к мозгу, 2 — введение той же дозы наркотика в бедренную вену реципиента. Сверху вниз: сокращения м. semitendinosus; кровяное давление; дыхание; отметка раздражения левой моторной зоны (цифры обозначают расстояние между катушками индуктора в см) и введения наркотика; нулевая линия ртутного манометра; отметка времени (5 сек.). Стрелкой показано введение наркотика реципиенту.

торможение кортикальных двигательных реакций. В этих же условиях внутривенное введение наркотика почти во всех опытах сопровождалось отчетливым торможением мышечных сокращений (рис. 2), хотя при этом возможность попадания наркотика к мозгу была сведена до минимума.

Предварительные данные с катетеризацией различных областей сердечно-сосудистой системы показывают, что наиболее отчетливо тормозящее действие гексенала на двигательные рефлексы выражено при введении его в верхнюю и нижнюю полые вены, правое предсердие, легочную артерию и дугу аорты. В меньшей степени торможение выражено при введении гексенала в грудную и брюшную части аорты и полностью отсутствует при инъекции в бедренную артерию по току крови. Эти опыты с большей долей вероятности позволяют рассматривать эффекты, наблюдаемые при введении гексенала, как рефлекторные.

Несколько иные результаты были получены В. А. Лебедевой при изучении механизма действия пентотала. Его центральное действие оказалось столь же сильным, как и влияние на интероцепторы.

В ином плане проводился анализ действия наркотиков в работ О. Б. Ильинского (1958а, 1958б). В его опытах изучались особенности действия разных наркотиков на моно- и полисинаптические рефлекторные дуги шейной и поясничной областей спинного мозга. Оказалось, что барбитураты преимущественно угнетали рефлекторную деятельность поясничного отдела спинного мозга, а уретан и хлоралгидрат — шейно

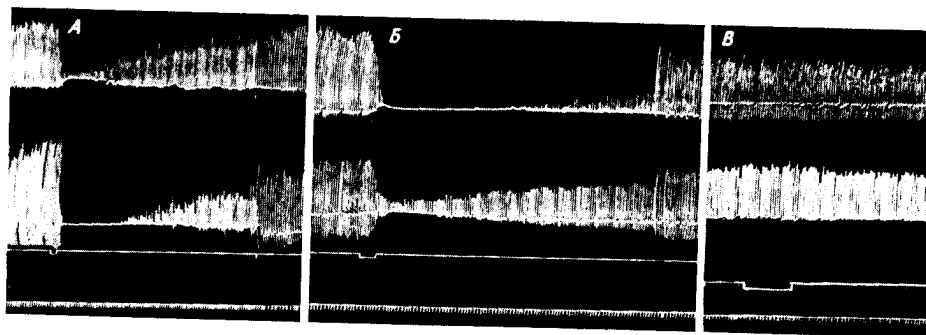


Рис. 3. Действие наркотиков на моносинаптические рефлексы шейной и поясничной областей спинного мозга при внутривенном введении пентотала (А), уретана (В), хлоралозы (В).

Сверху вниз: локтевой разгибательный рефлекс; коленный рефлекс; отметка введения наркотика; отметка времени (5 сек.).

области. Такие наркотики, как эфир, этиловый алкоголь и хлоралоза по своему действию на спинномозговые рефлексы заняли промежуточное положение между барбитуратами, с одной стороны, и уретаном и хлоралгидратом, с другой (рис. 3). Более подробное изучение действия барбитуратов показало, что феномен преимущественного угнетения ими рефлекторных дуг, замыкающихся в поясничном отделе спинного мозга, появляется в онтогенезе в возрасте 1—3 мес. постнатальной жизни. В основе этого явления, по-видимому, лежат некоторые особенности процессов торможения на разных уровнях спинного мозга.

Можно думать, что развитие наркотического торможения представляет собой сложный процесс, являющийся результатом как периферического действия наркотика на интероцепторы, так и прямого влияния его на центральную нервную систему. Удельный вес этих компонентов различен в развитии различных видов наркоза, так же как различна и точка их преимущественного приложения в нервной системе. Вопрос осложняется еще и тем, что в настоящее время не представляется возможным методически дифференцировать результат прямого влияния наркотиков на центры от влияния их на рецепторы, имеющиеся как в сосудах мозга, так и в его тканях.

Общезвестно, что В. С. Галкину принадлежит целый ряд работ, посвященных применению новокаина в лечебной и экспериментальной практике и выяснению механизма его действия.

В работе Л. Д. Ждановой и А. Я. Ярошевского (1958) доказано многообразное действие новокаина на сердечно-сосудистую систему: при вну-

ривенном введении его здоровым и больным людям наблюдается сужение, последующее расширение капилляров, падение кожной температуры, также снижение кислородного насыщения крови, не связанное с нарушением легочной вентиляции. Более чем в половине случаев введение новокаина вызывает повышение кровяного давления в течение 30—40 мин. У отдельных больных с неустойчивым давлением наблюдается повышение последнего на 5—7 дней. Аналогичные данные получены и у собак, перешедших ранее гипертонию: у этих животных с нормализовавшимся давлением введение новокаина привело вновь к длительному подъему артериального давления. Кроме того, в этих же опытах наблюдалось и изменение высшей нервной деятельности животных — растормаживание дифференцировок и последующее торможение слюноотделения. Последние факты становятся в общий ряд со многими другими клиническими экспериментальными наблюдениями В. С. Галкина о растормаживающем действии новокаина. Как известно, В. А. Шустинным (1956) и П. М. Панченко (1955) было показано, что внутривенное введение новокаина способно вновь вызвать уже скомпенсированное патологическое состояние центральной нервной системы (парезы, параличи, эпилепсия).

А. Я. Ярошевским на кроликах и собаках исследовались влияния новокаина на состав крови и костного мозга. Уже в первые часы после введения новокаина имеет место лейкоцитоз, более выраженный у животных с денервированными каротидными синусами или с денервированной селезенкой. В последующие 2—4 недели после введения новокаина у части животных было получено возрастание количества эритроцитов и повышение содержания гемоглобина, не связанное с усилением процессов кроветворения. Указанные изменения гемоглобина и количества эритроцитов не имели места в опытах на животных с денервированными каротидными синусами.

Несмотря на огромную, в основном клиническую, литературу по поводу внутрисосудистых введений новокаина, до сих пор нет систематического исследования о влиянии введения новокаина в различные участки сосудистого русла на реакции двигательного анализатора. Такое изучение проведено Н. Г. Зимовой (1958). Она наблюдала четкое изменение динамики моторной хронаксии нейрохирургических больных в условиях внутрисосудистого введения новокаина. Кроме того, в опытах на наркотизированных кошках Н. Г. Зимовая изучала изменения рефлекторной возбудимости двигательного аппарата, кровяного давления и дыхания после введения новокаина в различные участки сосудистого русла. Оказалось, что результат введения новокаина зависит как от места введения, так и от вводимой концентрации. Внутривенное введение больших концентраций новокаина сопровождается в большинстве опытов быстрым падением рефлекторной возбудимости двигательного аппарата и понижением кровяного давления; внутрикаротидное введение или же введение в бедренную артерию передко вызывает сначала повышение возбудимости двигательного аппарата и небольшой прессорный эффект и лишь затем имеют место депрессорные реакции (рис. 4).

При применении малых концентраций новокаина чаще имели место стимулирующие влияния. Изменения рефлекторной возбудимости двигательного аппарата, кровяного давления и дыхания не всегда идут параллельно как по времени, так и по знаку. Как и в клинических наблюдениях Л. Д. Ждановой и А. Я. Ярошевского, обращает на себя внимание в опытах Н. Г. Зимовой длительность изменения функций после внутрисосудистых введений новокаина (до 2 часов).

Исходя из общеизвестного анестезирующего действия новокаина, а также учитывая данные В. А. Лебедевой о высокой чувствительности хеморецепторов кишечника к малым дозам новокаина (рис. 5), В. С. Галкин считал массивную деафферентацию интероцептивных полей ведущим фактором в механизме действия новокаина.

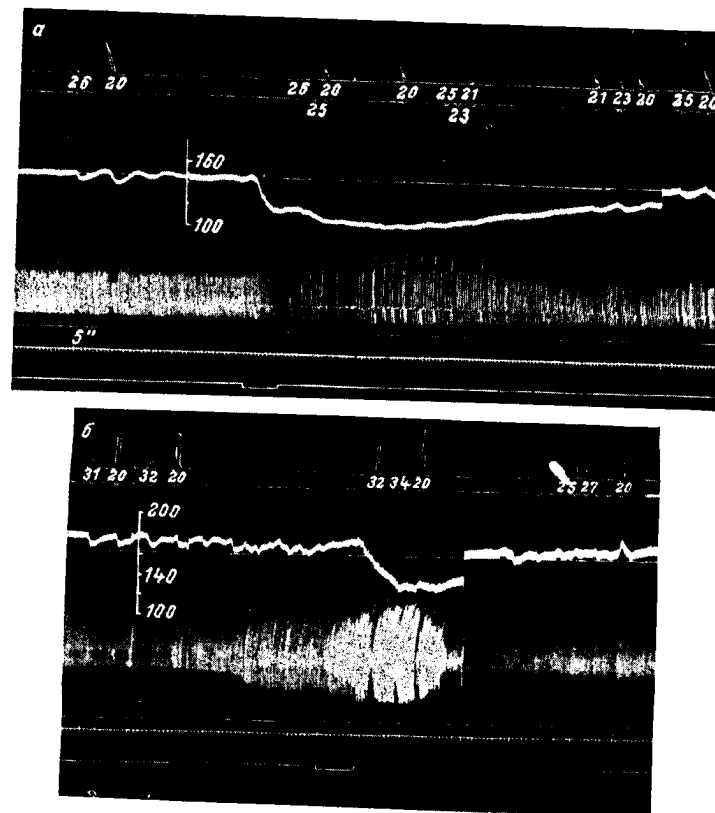


Рис. 4. Влияние внутрисосудистых введений новокаина на рефлекторную возбудимость двигательного аппарата, кровяное давление и дыхание. Кошка под уретановым наркозом.

а — введение 3 мл 1%-го новокаина (30 мг) в v. femoralis; б — введение той же дозы новокаина в art. femoralis. Сверху вниз: мюлиграмма m. semitendinosus; отметка раздражения m. tibialis ant (цифры обозначают расстояние между катушками индуктора в см); артериальное кровяное давление; линия исходного уровня кровяного давления; дыхание, нулевая линия для ртутного манометра; отметка времени (5 сек.) и отметка введения новокаина.

Многочисленные клинические наблюдения, а также опыты А. Бухтиярова и изложенные выше экспериментальные факты Н. Г. Зимовой, В. А. Лебедевой, О. С. Меркуловой, И. С. Серебренникова свидетельствуют о различии в реакциях организма на введение одного и того же вещества в различные участки сосудистого русла. Продолжением и развитием этих исследований является работа Л. И. Осадчего (1958а, 1958б, 1958в, 1958г), в которой было доказано, что изменение рефлекторных двигательных реакций развивается различно в зависимости от пути введения гипертонического раствора поваренной соли. Оказалось, что внутривенное введе-

ие этого раздражителя вызывает значительное торможение кортикального двигательного эффекта и коленного рефлекса, тогда как введение в бедренную артерию сопровождается лишь очень слабым тормозным эффектом. Специальными опытами с перерезкой спинного мозга, введением 20%-го раствора NaCl в грудную аорту и перфузией изолированных

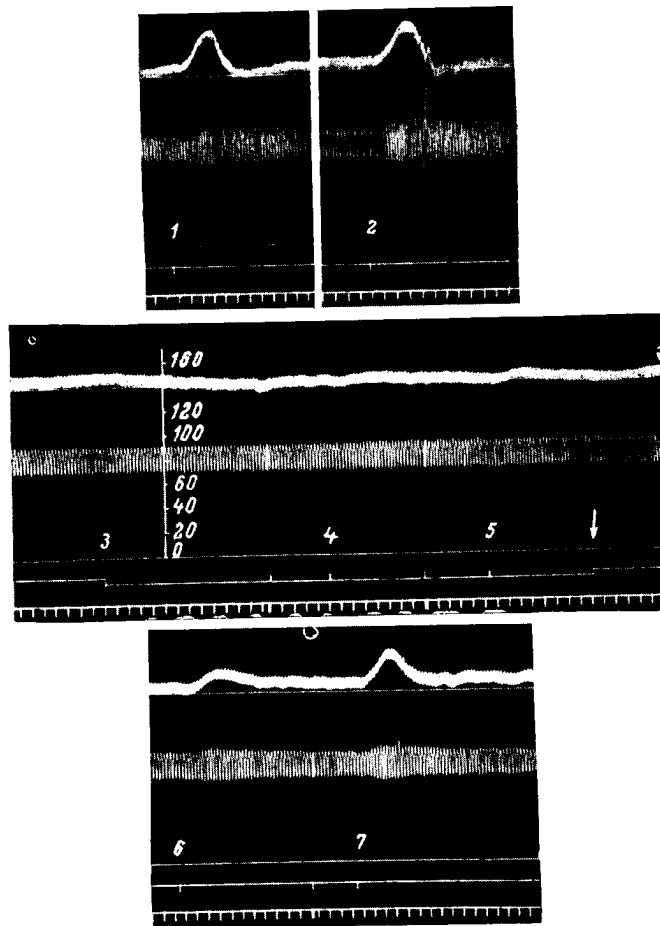


Рис. 5. Введение 10 γ и 20 γ ацетилхолина в сосуды кишки до (1, 2, 3) на фоне (4, 5) и после (6, 7) перфузирования кишечной петли новокаином (100 мл) в концентрации 1.5 мг%.

Сверху вниз: кровяное давление; линия исходного уровня кровяного давления; дыхание; нулевая линия для ртутного манометра; отметка раздражения; отметка времени (5 сек.).

участков сосудистого русла было доказано, что данная реакция является результатом рефлекторных влияний с рецепторов крупных вен сердца и легких, а не следствием прямого действия вещества на центральную нервную систему.

При внутрикаротидном введении гипертонического раствора была получена смешанная реакция как тормозящая, так и стимулирующая

(рис. 6). Автор сделал первую попытку подойти к анализу этого суммарного эффекта. Оказалось, что введение вещества в наружную сонную артерию сопровождается лишь стимуляцией коленного рефлекса, тогда как при введении в общую сонную артерию ниже каротидного синуса при пережатой наружной сонной артерии обычно имеет место угнетение двигательных реакций. Специальные опыты с катетеризацией различных

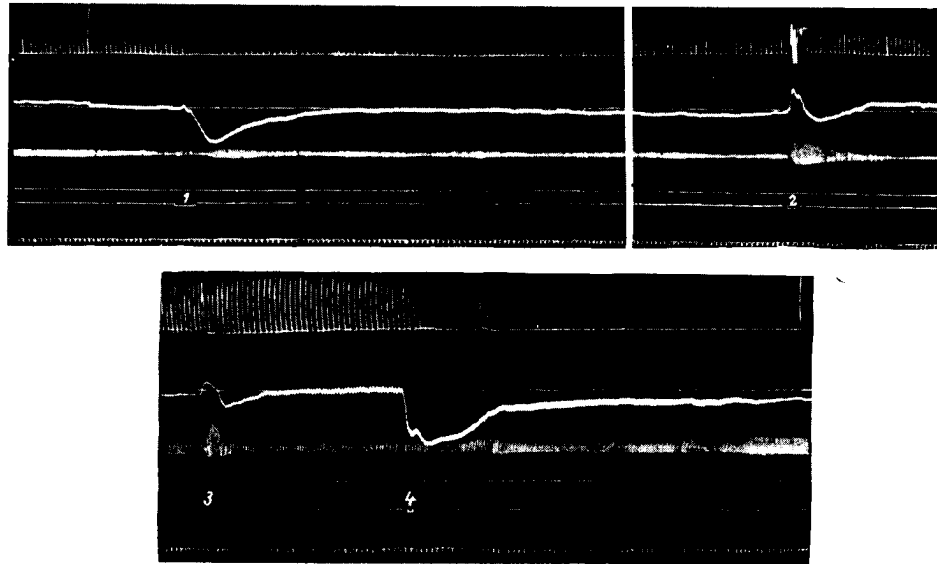


Рис. 6. Влияние внутрисосудистых введений 20%-го раствора NaCl на коленный рефлекс, кровяное давление и дыхание. Кошка под уретановым наркозом.

1, 4 — введение 1 мл 20%-го NaCl (200 мг) в v. femoralis; 2, 3 — введение той же дозы NaCl в art. femoralis. Сверху вниз: коленный рефлекс; кровяное давление в сонной артерии; линия исходного уровня кровяного давления; дыхание; нулевая линия для ртутного манометра; отметка введения вещества; отметка времени (5 сек.).

полостей сердца показывают различную чувствительность рецепторов этих полостей к гипертоническому раствору поваренной соли.

Все выше изложенные работы глубоко связаны между собой единой идеей — идеей поисков в различных патологических состояниях первичных механизмов, что В. С. Галкин считал главной задачей своей работы в области патофизиологии. Нам представляется, что коллективу лаборатории за эти годы удалось накопить в этом направлении ряд новых фактов важных и интересных как для клиники, так и для кортико-висцеральной физиологии и патологии. Приведем факты, имеющие с нашей точки зрения наибольшее значение.

Поразительно принципиальное сходство изменений различных интерцептивных безусловных рефлексов в условиях развития самых разнообразных патологических реакций (наркоз, гипогликемия, гипоксемия, ионизирующая радиация, экспериментальный атеросклероз, экспериментальная дизентерийная интоксикация и др.). Весьма вероятно, что эти неспецифические изменения являются составными компонентами защитно-физиологических явлений в понимании И. П. Павлова. Сходство

изменений интероцептивных безусловных рефлексов свидетельствует, по-видимому, о едином механизме, лежащем в основе этих изменений. Мы имеем в настоящее время лишь немногочисленные, однако совершенно убедительные данные об изменениях в начальном звене этих рефлексов — в самих интероцепторах (опыты с перфузией). О процессах же, разыгрывающихся в центральной нервной системе, а они-то и являются, по-видимому, решающими, пока можно строить лишь предположения, учитывая ряд данных литературы и современный уровень развития нейрофизиологии. Весьма вероятно участие ретикулярной субстанции в развитии этих неспецифических фазовых изменений интероцептивных рефлексов.

Ряд патологических состояний (шок, наркоз, эпилепсия, отек легких и др.) могут развиваться вследствие чрезмерной сверхсильной интероцептивной стимуляции. Во всяком случае без учета роли интероцептивного компонента невозможно всестороннее и полное понимание патогенеза заболевания. Каждое чужеродное вещество, вводимое в организм (наркотики, токсины микробов, эпилептогенные вещества и др.), оказывает влияние на многочисленные рецепторные аппараты, существование которых во всех внутренних органах доказано в настоящее время огромным количеством морфологических и физиологических работ. Место введения вещества в сердечно-сосудистое русло, первое рецепторное поле, на которое вещество действует, играет решающую роль в развитии реакции организма. Не только чужеродные организму вещества, вводимые в него извне, но и повышенное содержание в крови веществ, связанных с нарушением различных видов обмена (гипоксемия, холестеринемия, гипогликемия), может оказывать сильное влияние на рецепторы внутренних органов и тем самым участвовать в развитии патологии.

Весьма интересны и на первый взгляд, быть может, несколько парадоксальные факты, полученные С. С. Мусящиковой и А. Я. Ярошевским, о менее выраженных изменениях интероцептивных рефлексов при воздействии ионизирующей радиации лишь на голову животного по сравнению с таковыми же изменениями при общем облучении. Аналогичные данные имеются и в литературе. В этом же направлении идут и данные В. А. Лебедевой и О. С. Меркуловой о более сильном патогенном воздействии некоторых веществ (гексенала, камфорного масла и пирамидона) на рецепторы органов грудной полости по сравнению с непосредственным влиянием их на центральную нервную систему при подведении по сосудистому руслу. Мало можно сказать в настоящее время по поводу механизма этого явления. Быть может, гемато-энцефалический барьер играет здесь решающую роль. Никакого сомнения не вызывают рефлекторные влияния с сердечно-легочной области, интимнейшая связь этой рефлексогенной зоны с двигательным анализатором, возможность получения глубоких патологических нарушений активности двигательного аппарата как при чрезвычайно сильном раздражении этой рефлексогенной зоны, так и при выключении постоянно текущей с нее импульсации.

Интересны факты, полученные Н. Г. Зимовой и З. И. Тютрюмовой, о более сильном и пролонгированном развитии патологического процесса в условиях денервации каротидных синусов. Аналогичные данные имеются и в литературе. Достаточно вспомнить известные опыты Летнера (Latner, 1938), Я. А. Ярошевского и других авторов о развитии анемии при денервации каротидных синусов, о длительном повышении кровяного давления в этих же условиях. Таким образом, постоянная слабая непрерывная импульсация с этой важнейшей рефлексогенной зоны каким-то образом, по-видимому, участвует в создании защитных реакций организма.

С другой стороны, данные И. С. Серебренникова о возможности получения шоковых реакций при воздействии на рецепторы изолированного каротидного синуса, а также ряд других данных литературы, например о развитии приступов эпилепсии при массивном одномоментном воздействии на рецепторы каротидного синуса (Крейндлер, Маринеско и ряд других), свидетельствуют о том, что же те самые рефлекторные механизмы при других условиях могут быть ответственны за создание патологического состояния организма. Вышеизложенные факты, как нам представляется, являются хорошей иллюстрацией этой точки зрения В. С. Галкина.

Хочется надеяться, что развитие идей С. В. Галкина и продолжение работ, начатых при нем будет лучшим памятником этому талантливому ученому.

ЛИТЕРАТУРА

- Адо А. Д. Антигены как чрезвычайные раздражители нервной системы. Изд. АМН СССР, М., 1952.
- Бухтияров А. Г. О внутриартериальном и внутривенном введении некоторых химических раздражителей. Экспериментальное исследование. Изд. ВММА, Л., 1949.
- Быков К. М. и В. Н. Черниговский, 1941. Цит. по: К. М. Быков. Кора головного мозга и внутренние органы. Изд. ВММА, Киров, 1942.
- Галкин В. О., А. Г. Бухтияров, В. А. Лебедева, И. С. Мисюк, П. М. Паниченко, Н. С. Седина, И. М. Тылевич, VIII Всесоюз. съезд физиол., биохим., фармакол., Тез. докл., М., 1955.
- Галкин В. С. и И. С. Мисюк, 1946. Цит. по: сб. «Механизмы патологических реакций», под ред. В. С. Галкина, Медгиз, Л., 1955.
- Ганелина И. Е., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXXVIII, № 7, 1954.
- Ганелина И. Е., Врач. дело, № 7, 1955а.
- Ганелина И. Е., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. LX, № 10, 1955б.
- Ганелина И. Е., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLIII, № 1, 1957а.
- Ганелина И. Е. О рефлекторных влияниях с хеморецепторов желудочно-кишечного тракта на сердце, в частности при атеросклерозе. Автореф. дисс. Л., 1957б.
- Жданова Л. Д. и А. Я. Ярошевский, Тр. Инст. клинич. и exper. кардиологии им. М. Д. Цинамзгваришвили, т. V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН ГрузССР и Инст. физиол. АН СССР им. И. П. Павлова, посвящ. пробл. физиол. и патол. сер.-сосуд. сист.), Тбилиси, 1958.
- Зимовая Н. Г., сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. Конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), Л., 1958.
- Ильинский О. Б., сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. Конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), Л., 1958а.
- Ильинский О. Б., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLV, № 4, 1958б.
- Лебедева В. А., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLIII, № 6, 1957.
- Лебедева В. А., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLV, № 2, 1958.
- Мартынюк В. К., Совещ. по вопр. роли нейрогумор. и эндокр. факторов в деят. нервн. сист. в норме и патологии, Тез. докл., Л., 1956.
- Меркулова О. С., II Всесоюзн. конфер. патофизиологов, посвящ. памяти акад. А. А. Богомольца в связи с 75-летием со дня его рожд., Тез. докл., Киев, 1956а.
- Меркулова О. С. К вопросу о механизме камфорной и пирамидиновой экспериментальной эпилепсии. Типографский оттиск Тезисов докл. на 29-м засед. Ленингр. общ. патофизиол. (28 III 1956), 1956б.
- Меркулова О. С., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLIII, № 4, 1957а.
- Меркулова О. С., Докл. Акад. наук СССР, т. 112, № 5, 1957б.
- Меркулова О. С. и М. Я. Ратнер, Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXXIX, № 5, 1955.
- Мягкая И. П. К механизму дизентерийной интоксикации. Автореф. дисс. Л., 1957а.
- Мягкая И. П., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLIII, № 5, 1957б.

- Осадчий Л. И., сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. Конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), Л., 1958а, стр. 23—25.
- Осадчий Л. И., сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. Конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), Л., 1958б, стр. 93—96.
- Осадчий Л. И., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLV, № 2, 1958в.
- Осадчий Л. И. Участие interoцептивного компонента в механизме эффектов внутрисосудистых введений хлористого натрия. Автореф. дисс. Л., 1958г.
- Панченко П. М. Новокаиновый сон и начальный опыт его применения в клинике нейрохирургии. Автореф. дисс. Л., 1955.
- Пирогов И. И. Наблюдения над действием эфира. Журн. «Библиотека для чтения», СПб., 1847.
- Попова Т. В., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XXXIX, № 6, 1955а.
- Попова Т. В., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XL, № 7, 1955б.
- Попова Т. В., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLII, № 7, 1956а.
- Попова Т. В., II Всесоюзн. конфер. патофизиологов, посвящ. памяти акад. А. А. Богомольца в связи с 75-летием со дня его рожд., Тез. докл., Киев, 1956б.
- Попова Т. В., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLIII, № 5, 1957.
- Попова Т. В., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLVII, № 3, 1959.
- Сапов Н. А., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XXXV, № 4, 1953а.
- Сапов Н. А., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XXXV, № 5, 1953б.
- Сеченов И. М., 1860. Цит. по: сб. «Механизмы патологических реакций», под ред. В. С. Галкина, Медгиз, Л., 1955.
- Узунов Г., С. Божнев и И. Георгиев, Современ. медиц., т. 5, София, 1952.
- Черниченко В. А. О некоторых изменениях в функциональном состоянии нервной системы организма непосредственно после воздействия ионизирующей радиации. Автореф. дисс. Л., 1957.
- Шустин В. А. Новокаиновое растормаживание и возможное практическое значение его в клинике нейрохирургии. Автореф. дисс. Л., 1956.
- Ярошевский А. Я., Арх. патол., т. XIII, в. 3, 1951.
- Ярошевский А. Я. Безусловно- и условнорефлекторные изменения тонуса сосудов и перераспределительных лейкоцитарных реакций при гипертонической болезни и экспериментальных изменениях высшей нервной деятельности. Автореф. дисс. Л., 1955.
- Ярошевский А. Я., Пробл. гематол. и переливания крови, т. II, № 2, 1957.
- Latner A. L., Amer. Journ. Physiol., v. 93, № 2, 1938.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**К АНАЛИЗУ МЕХАНИЗМОВ ПОВРЕЖДЕНИЯ
УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ФУНКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ
СИСТЕМЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ**

И. М. ГОРБУНОВА и Н. А. РОКОТОВА

(Лаборатория невро-физиологических проблем. Заведующий — К. М. Быков)

К настоящему времени накопилось огромное количество фактов из области влияния ионизирующей радиации на функции нервной системы, причем большая часть их касается условнорефлекторной функции. Возникшая вследствие этого необходимость в обсуждении и систематизации полученных фактов нашла свое отражение в проведении широких совещаний, посвященных целиком или частично проблеме патофизиологии условных рефлексов при действии ионизирующей радиации. И все же до сего времени нет сколько-нибудь точного представления о механизме повреждения функций нервной системы при действии ионизирующего излучения, в том числе и о механизме повреждения условнорефлекторной функции. Думается, что причины этого лежат в том, что экспериментальные исследования в этой области при всей их многочисленности не дают возможности составить целостное представление о причинах и направленности патологических сдвигов. В качестве подопытных животных используются голуби (Бирюков, 1957; Абдуллин, 1958), куры (Минаев, 1954; Бирюков, 1956), крысы (Горшелева, 1958; Хозак, 1958; Графов, 1958; Миклашевский, 1958, и др.), кролики (Меерсон, 1958; Мещерский, 1958), собаки (Майоров и др., 1949; Ломонос, 1953, и др.). В то же время известно, что при сохранении универсальности принципа временной связи динамика условных рефлексов у разных животных имеет свои отличительные черты (Бирюков, 1948; Воронин, 1952, и др.).

Далее, применяются самые разнообразные виды условных рефлексов: пищевые, оборонительные, секреторные, двигательные. А между тем известно, что динамика различных условных рефлексов даже у одного и того же животного может быть резко отличной (Красуский, 1955; Быков, 1956; Вавилова и др., 1958). Наконец, применяются всевозможные виды воздействия, варьируется их интенсивность, места приложения и общее количество (доза). Диапазон применяемых в эксперименте доз колеблется от десятых долей рентгена до тысяч рентген. Не говоря уже о недопустимости сравнения между собой данных, полученных при столь многообразных методических условиях, хочется обратить внимание на два грубых экспериментальных просчета, допускаемых в связи с вопросом о дозах излучения. Некоторые авторы (Майоров и др., 1949; Ломонос, 1953; Минаев, 1954; Графов, 1958, и др.), изучая условные рефлексы у животных, применяют облучение порядка сотен и тысяч рентген.

з работ павловской школы известно, сколь чувствительна условно-рефлекторная функция центральной нервной системы. Условный рефлекс может измениться от постороннего звука, от изменения освещенности тому подобных малейших воздействий. Известно также, что ионизирующая радиация в больших дозах вызывает грубые морфологические изменения в тканях, заболевание и даже смерть животного. В этих условиях и подобно ли изучение влияния радиации на условнорефлекторную функцию исследованию условного рефлекса на термический раздражитель при жюге паяльной лампой? Здесь, на наш взгляд, лежит первый просчет исследователей, применивших для изучения тонкой и хрупкой функции грубое повреждающее воздействие.

Второй просчет касается отношения исследователей к фону условных рефлексов. В опытах с излучением и условными рефлексами, как правило, нет контрольных животных. Контролем здесь служит состояние условных рефлексов до применения воздействия. Казалось бы, что здесь особое внимание должно быть уделено динамике условных рефлексов во времени до облучения, поскольку последствия облучения изучаются длительное время. Однако в подавляющем большинстве исследований приводятся данные за один опыт до облучения, тогда как после облучения изучается, как правило, динамика условных рефлексов на протяжении нескольких месяцев. Просчет тем более грубый, чем с меньшей дозой излучения имеет дело исследователь, ибо в этом случае достоверность полученных сдвигов целиком зависит от пределов колебаний фона.

В нашей работе сделана попытка дать анализ некоторых путей повреждения условнорефлекторной функции при действии ионизирующей радиации. При выборе путей экспериментального исследования мы руководствовались следующей рабочей гипотезой. Мы допустили, что ионизирующее излучение в чрезвычайно малых дозах может быть агентом не повреждающим, а раздражающим. Мы исходили при этом из аналогии с действием, например, высоких температур — ожог паяльной лампой повреждает любую живую ткань, при уменьшении же интенсивности теплового воздействия до 40—45° имеет место тепловое раздражение и, как показано павловской школе, такое раздражение может стать условным сигналом. Мы допустили далее, что в случае изменения условных рефлексов при действии радиации могут иметь значение, по крайней мере, два фактора: 1) прямое повреждающее (раздражающее) действие радиации на структуры изучаемого условного рефлекса и 2) косвенное влияние на динамику условных рефлексов, не попавших в зону прямого поражения, через нарушение протекания поврежденного ионизацией рефлекса. Наконец, мы допустили, что причина изменения протекания условного рефлекса при его прямом повреждении ионизирующей радиацией в случае общего облучения организма не обязательно лежит в пределах коры головного мозга, поскольку структура условного рефлекса есть, грубо говоря, рефлекторная дуга и нарушение этой дуги в любом ее пункте должно привести к нарушению проведения возбуждения в ней.

Методика

Исследование проведено на 5 собаках, у которых были выработаны и подвергнуты длительной предварительной тренировке пищевые двигательнo-секреторные условные рефлексы. Условные рефлексы (положительные и отрицательные) вырабатывались на звуковые, световые и контактные (касалки) раздражители. После получения длительного ровного фона условных рефлексов (для чего требовалось от года до полутора лет тренировки собак) производилось однократное облучение одного из участков кожи

(у одной собаки — выведенной наружу слизистой кишечной петли), служащего постоянным местом действия условного раздражителя — касалки («касалоочный пункт»). Облучение производилось плоским аппликатором с P^{32} , дававшим возможность ограничивать воздействие только поверхностными слоями облучаемой ткани [поглощение энергии β -излучения P^{32} в тканях, по данным М. Н. Побединского и Ю. К. Кудрякова (1958), распределяется следующим образом: на глубине 0.3 мм, соответствующую месту окончания нервов в эпителии, поглощается 75% дозы, на глубине от 0.3 до 2 мм 15%]. Таким образом, применительно к нервным структурам, наше воздействие адсорбировалось к нервным окончаниям, заложенным в данном «касалоочном пункте».

Активная поверхность аппликатора составляла 4 см², расчет дозы производился по формуле: $Pd = 18 \cdot k$ рентген в минуту, где Pd — доза излучения в рентгенах 1 см² поверхности за 1 мин., σ — активность P^{32} (в мк — микроюри), отнесен к 1 см² поверхности аппликатора, k — константа (в нашем аппликаторе $k = 0$).

Исходя из этой формулы, в зависимости от активности P^{32} в день применения аппликатора, рассчитывалась экспозиция, необходимая для получения дозы, все равной в наших опытах 2 г. (Так, при $\sigma = 0.81$ мк/см² $Pd = 7.3$ г/мин., для получения дозы в 2 г потребовалась экспозиция 16 сек.; при $\sigma = 0.31$ мк/см² $Pd = 2.8$ г/мин., доза в достигается при действии аппликатора в течение 43 сек.).

Применение контактных условных раздражителей (касалоков) давало возможно подвергнуть анализу протекание условного рефлекса при прямом поражении его центрических структур действием радиации (облучение «касалоочного пункта») в сочетании с протеканием условных рефлексов, находящихся вне сферы действия радиации (условные рефлексы на свет и звук).

Желание изучить вероятность косвенного нарушения условных рефлексов при действии радиации побудило нас составить строго определенный порядок действия раздражителей. При этом мы старались избежать обычных стереотипов, опасаясь вмешательства фактора стереотипии в протекание условных рефлексов после облучения. Для получения сравнимых данных сохранили элементы стереотипа. Для этого применяли различные паузы между отдельными сигналами и, кроме того, у одного и того же животного чередовали три порядка (три стереотипа) условных раздражителей. Первый стереотип состоял из применения всех условных раздражителей, кроме касалока, на местах, где предполагалось проводить облучение. Применение этого стереотипа преследовало цель отделить опосредованное (через касалоочный рефлекс с облученного пункта) влияние радиации на условные рефлексы от влияния ее (радиации) иными путями.

Второй стереотип состоял из применения всех условных раздражителей, который предшествовало трехкратное применение касалки на облучаемом пункте. Цель этого стереотипа состояла в получении контрастных (или сравнимых) данных с данными первого стереотипа. Разница между первым и вторым стереотипами состояла в том, что во втором опыте начинался с касалки на облученном (после облучения) месте, а дальше следовали те же раздражители, что и в первом стереотипе. Следовательно, в день применения второго стереотипа рефлексы отличались от предыдущего дня тем, что попадали в зависимость от касалоочного рефлекса, с которого начинался опыт.

Третий стереотип представлял собой комбинацию из первого и второго. В первой половине опыта применялись все сигналы, кроме касалки, затем трижды действовала касалка, и далее снова применялись все сигналы, кроме касалки. Смысл этого стереотипа ясен из ранее сказанного.

Подкреплялись рефлексы мясо-сахарным порошком из подвижной кормушки. Осуществлялась графическая регистрация всех опытов.

У одной собаки (Орел) условный рефлекс на касалку не вырабатывался, облучение же кожи плеча производилось так же, как и у других собак. Это было сделано с целью исключения прямого поражения излучением структур изучаемых рефлексов. В этом отношении Орел служил контролем к другим собакам.

Результаты опытов

Прямое действие радиации на условные рефлексы

У всех 4 собак с выработанным условным рефлексом на касалку в день облучения этот рефлекс оказался более или менее резко повышенным. В качестве примера приводим данные, полученные в опытах на собаке Сигнал (рис. 1). Повышение это наблюдалось уже через 8 мин. после облучения (опыт на собаке Альма). Как правило, другие условные рефлексы в день облучения (до применения касалки) оставались неизменными.

Особенно отчетливо это различие видно при сопоставлении динамики условных рефлексов у Орла (у которого отсутствовал касалочный рефлекс) и Альмы (рис. 2). Из рисунка видно, что в день облучения рефлекс на метроном у Орла остался совершенно неизменным и не менялся в последующие дни, в то же время у Альмы наблюдалось резкое повышение рефлекса на касалку сразу же после облучения и снижение его вплоть до полного исчезновения в последующие дни.

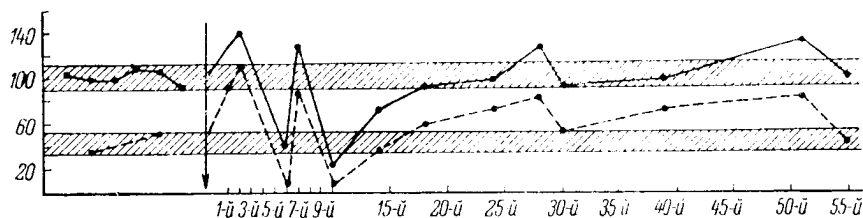


Рис. 1. Динамика условных рефлексов на касалку в связи с облучением кожи плеча P_{32} у собаки Сигнал.

По оси абсцисс — дни опытов; по оси ординат — слюноотделение (в дел. шк.). Сплошная линия — сумма люнных положительных условных рефлексов за опыт; прерывистая линия — сумма слюнных рефлексов на касалку за опыт. Стрелка указывает момент облучения. Границы фона заштрихованы.

Основное действие радиации на условные рефлексы

У всех собак с касалочными рефлексами после облучения оказались в той или иной степени измененными и рефлексы на дистантные раздражители. Анализ полученных в дни с различными стереотипами данных пока-

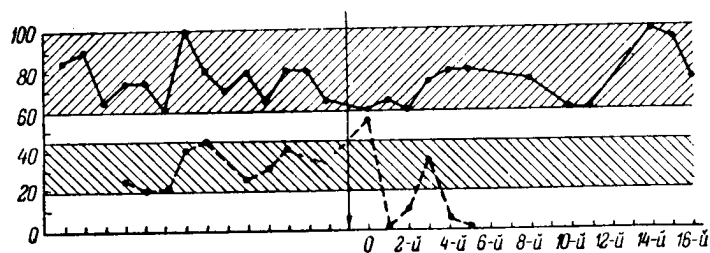


Рис. 2. Динамика пищевого условного рефлекса на метроном и на касалку в связи с применением аппликатора с P_{32} на коже плеча (доза 2 г).

Сплошная линия — рефлекс на метроном у собаки Орел; прерывистая линия — рефлекс на касалку на облученном месте у собаки Альма. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

зал, что наибольшему изменению подвергались рефлексы после применения условного раздражителя на облученном месте.

Так, в опытах на собаке Полкан, приведенных на рис. 3, видно, что в дни, когда применялся первый стереотип (без касалки), условные рефлексы почти не выходили из границ фона (рис. 3, B), подобно тому как это происходило в опытах на Орле (рис. 3, B), у которого совсем не было условного рефлекса на касалку. В тех опытах на Полкане, которые проводились по второму стереотипу (рис. 3, A) и начинались с трехкратного применения касалки на облученной поверхности, наблюдалось резкое

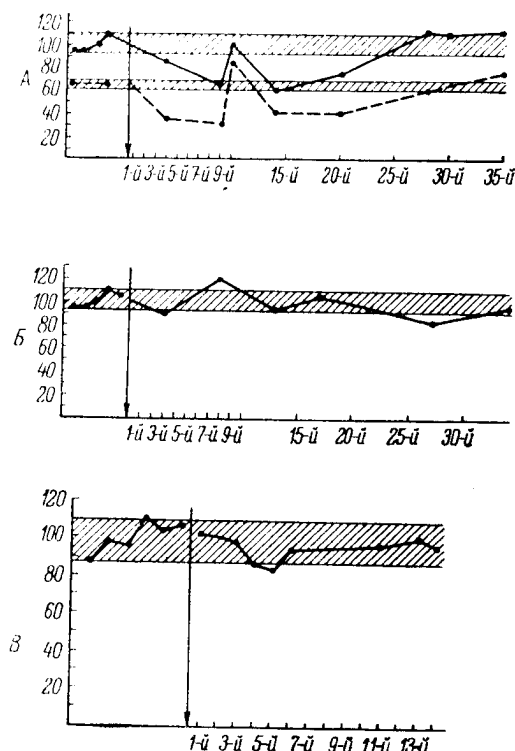


Рис. 3. Динамика условных рефлексов после локального облучения P^{32} в связи с применением условного раздражителя (касалки) на облученном месте у собаки Полкан (в дни, когда опыт начинается с трехкратного применения касалки на облученной слизистой кишечной петли, — А, в дни, когда условный раздражитель на облученной слизистой не применяется, — Б) и у собаки Орел (В).

[Обозначения те же, что на рис. 1.]

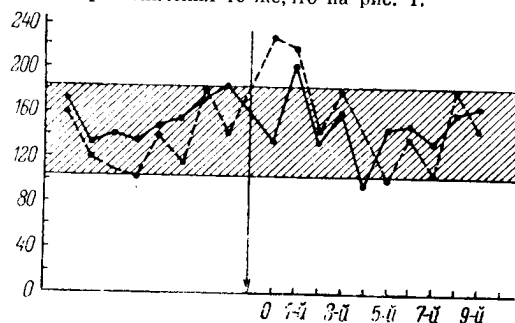


Рис. 4. Динамика условных рефлексов на дистантные раздражители в связи с применением касалки на облученном месте у собаки Жулик.

Сплошная линия — сумма рефлексов на свет и метроном до применения касалки, прерывистая линия — сумма рефлексов на свет и метроном в те же опытные дни, но после применения касалки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

угнетение условных рефлексов. Возврат кривой к норме на девятый день после облучения собаки связан со специальною пробой — понижением чувствительности облученной поверхности слизистой при смазывании ее диканном. Подробнее это описано в нашей предыдущей работе (Горбунова и Рокотова, 1958). Изменение рефлексов можно было наблюдать в течение одного и того же опытного дня, когда опыт шел по третьему стереотипу (касалка в середине опыта). Из рис. видно, что в день облучения при применении касалки условные рефлексы сохраняются в пределах нормы, после же ее применения наблюдается резкое повышение и остальных пищевых условных рефлексов.

Зависимость сдвигов условных рефлексов на дистантные раздражители от применения условного раздражителя на облученной поверхности наблюдалась в опытах на всех 4 собаках, имевших условные рефлексы с облученных участков.

Обсуждение результатов

Опыты показывают, что облучение поверхности кожи или слизистой малыми дозами ионизирующей радиации (2 г от бета-излучателя P^{32}) вызывает изменение протекания условного рефлекса с этой поверхности в виде его повышения в день облучения и неравномерного угнетения в последующие дни. Повышение условного рефлекса сразу же после облучения рецепторной поверхности с которой он берет свое начало свидетельствует о том, что ионизирующая радиация может не только повреждать нервную структуру, но и раздражать из

возможно, что это действительно лишь при малых дозах излучения). Далее, это повышение говорит в пользу представления о том, что радиация действует на нервные окончания и что структуры условного рефлекса высокой степени радиочувствительны.

Изменения условных рефлексов на дистантные раздражители, как оказывают опыты с применением различных стереотипов, являются посредованными и свидетельствуют о том, что в патофизиологии условных рефлексов при радиационном воздействии реален не только механизм непосредственного поражения нервных структур, но и более сложный механизм центрального взаимодействия условных рефлексов. При реализации этого последнего причину сдвигов условных рефлексов можно, очевидно, искать в образовании «больных пунктов» в коре головного мозга, оказывающих влияние на все условные рефлексы. Возможно, то в некоторых исследованиях, описанных в литературе, где наблюдались нарушения условных рефлексов через несколько дней после облучения, имел место именно этот механизм, и описанные изменения есть результат посредованного действия радиации.

Отсутствие сдвигов условных рефлексов после облучения у собаки Орел свидетельствует о том, что при действии малых доз облучения эффекта в условных рефлексах можно ожидать только в случае действия радиации на изучаемые рефлекторные структуры. В связи с тем, что у Орла отсутствовали рефлексы на касалку, были исключены и прямые, и опосредованные влияния радиации на изучаемые условные рефлексы, и эти последние не изменялись. Сходные отношения обнаруживались у других собак при применении первого стереотипа раздражителей, исключавшего применение касалки на облученном месте. Эти данные могут объяснить факты отсутствия резких изменений в условных рефлексах на дистантные раздражители при облучении малыми дозами (Кобакова и Трошихин, 1958).

Выводы

1. Ограниченное (по поверхности и в глубину) β -облучение рецепторных поверхностей дозой 2 г вызывает изменение протекания условного рефлекса, берущего начало с облученной поверхности.

2. Применение условного раздражителя на облученной поверхности вызывает сдвиги в протекании остальных условных рефлексов.

3. Облучение рецепторов (в данных методических условиях) без вызова условного рефлекса с облученной поверхности оставляет условные рефлексы неизменными.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллин Г. В., Вторая науч. конф., посвящ. вопросам влияния понижающего излучения на высшие отделы центр. нервн. сист., Тез. докл., М., 1958.
 Бирюков Д. А., Тр. Воронеж. медич. инст., т. 14, Условные рефлексы (Материалы к сравнительной физиологии высшей нервной деятельности), Воронеж, 1948.
 Бирюков Д. А., Совещ. по вопр. эволюц. физиол. нервн. сист., Тез. и рефер. докл., Л., 1956.
 Бирюков Д. А., Физиол. журн. СССР, т. XIII, № 7, 1957.
 Бирюков В. Д., Совещ. по вопр. эволюц. физиол. нервн. сист., Тез. и рефер. докл., Л., 1956.
 Завилова Н. М., Е. М. Кобакова, Г. А. Образцова и В. А. Трошихин, Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. 1, Л., 1958.
 Зорин Л. Г., Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Медгиз, Л., 1952.

- Горбунова И. М. и Н. А. Рокотова, Докл. Акад. наук СССР, т. 120, № 1958.
- Горшелева Л. С., Тр. Инст. высш. нервн. деят., сер. патофизиол., т. IV, 1958.
- Графов А. А., в кн. «Патологическая физиология острой лучевой болезни. Экспериментальные материалы по биологическому действию внешних ионизирующих излучений». Медгиз, М., 1958.
- Кобаква Е. М. и В. А. Трошихин, Вторая научн. конфер., посвящ. в просам действия ионизирующего излучения на высш. отд. центр. нервн. сист. Тез. докл., М., 1958.
- Красуский В. К. Учение о типах высшей нервной деятельности и его значен. для животноводства. Изд. АН СССР, М.—Л., 1955.
- Ломонос П. И., Вестн. рентгенолог. и радиолог., № 4, 1953.
- Майоров Ф. П., М. И. Неменов, Л. С. Васильева, Научн. сесси. посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. И. П. Павлова, Тез. докл., М.—Л. 1949.
- Меерсон Ф. З., Тр. Инст. высш. нервн. деят., сер. патофизиол., т. IV, 1958.
- Мещерский Р. М., Тр. Инст. высш. нервн. деят., сер. патофизиол., т. IV, 1958.
- Никлашевский В. Е., Тр. Инст. высш. нервн. деят., сер. патофизиол., т. I 1958.
- Мянаев П. Ф., Журн. общ. биол., т. XV, № 6, 1954.
- Побединский М. Н. и Ю. К. Кудрицкий. Реакции кожи на действи. ионизирующей радиации. Медгиз, М., 1958.
- Хозак Л. Е., Тр. Инст. высш. нервн. деят., сер. патофизиол., т. IV, 1958.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ПРИРОДЕ ВОЛНООБРАЗНОСТИ ВЕГЕТАТИВНЫХ РАССТРОЙСТВ
ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ НЕВРОЗЕ**

И. Т. КУРЦИН

(Лаборатория кортико-висцеральной патологии. Заведующий — И. Т. Курцин)

Занимаясь в течение последних лет изучением вегетативных расстройств, возникающих у собак при экспериментальном неврозе, мы обратили внимание на тот факт, что динамика функциональных расстройств внутренних органов имеет волнообразный характер, выражающийся в том, что в протяжении всего заболевания отклонения деятельности органа от нормы характеризуются периодической сменой гипофункции гиперфункцией и наоборот — гиперфункции гипофункцией, причем в одних случаях такая смена форм расстройств происходит в интервалы, исчисляемые неделями и месяцами, в других — днями. Однако и в том и в другом случае в динамике отчетливо выступает волнообразность этих расстройств, о в более крупном, то в более мелком масштабе.

Это явление было отмечено в исследованиях сотрудников нашей лаборатории, проведенных приблизительно на 200 собаках с экспериментальным неврозом. Конкретно оно касалось секреторных расстройств желудка (Гуляева, Курцин, Головский, Фролов, Фадеева, Чурсин, Ярославцева), печени (Газа, Цзя Сы-гуан, Карпенко), поджелудочной железы (Курцин), кишечника (Сун Лин, Попов), моторных расстройств желудочно-кишечного тракта (Дзидзигури, Тихомирова, Сун Лин), нарушений функций сердечно-сосудистой системы (Суворов, Лекишвили, Скорик), почек (Балакшина) и системы крови (Аладашвили, Василенко, Кузовков). Подобная волнообразность отмечалась нами и при изучении таких общих процессов, как газообмен (Николаева), углеводный, белковый и водно-солевой обмен (Бритикова, Сергеева), всасывание веществ в кишечнике (Рыбникова, Пашковский) и желчном пузыре (Линдемани), проницаемость осудов железистого аппарата (Хуа Гуан), гематозенцефалического барьера (Курцин, Кузовков) и кожи (Ермолаева).

Специальный анализ экспериментальной и клинической литературы в этом аспекте показал, что отмеченная волнообразность вегетативных расстройств имела место и в исследованиях других авторов по патофизиологии внутренних органов, хотя сами авторы и не сосредоточили внимания на этом явлении.

Таким образом, есть основание полагать, что волнообразный характер вегетативных расстройств есть выражение определенной закономерности в развитии патологического процесса. Отсюда возникает вопрос: какова же природа волнообразного характера вегетативных расстройств?

Решение этого сложного по своей конструкции вопроса можно вести с различных аспектов. Можно думать, что волнообразное развитие пато-

логического процесса связано с нарушением синергизма между парасимпатической и симпатической иннервациями органов. Не исключена возможность, что подобного рода расстройства стоят в связи со специфическим нарушениями гормонального механизма регуляции, главным образом гипофизарно-адреналовой системы. Наконец, волнообразный характер расстройств функций органов может отражать специфику нарушения внутренних органов, их местных механизмов регуляции, в частности интрамурального механизма. Нам кажется, что все три перечисленные возможности объяснения волнообразного характера вегетативных расстройств имеют место при экспериментальном неврозе.

Однако с позиций кортико-висцеральной теории представляется наиболее правильным природу волнообразности вегетативных расстройств при неврозе рассматривать в связи с нарушениями центральных иннервационных механизмов регуляции. Известно, что корковые нервные процессы протекают не линейно, а волнообразно, что всякая волнообразность в явлениях высшей нервной деятельности есть результат борьбы противоположных нервных процессов: возбуждения и торможения. Она отчетливо бывает выражена, например, при выработке дифференцировочного торможения, а также в процессе развития угасательного торможения.

Этот принцип волнообразности в явлениях высшей нервной деятельности, на который неоднократно указывал И. П. Павлов, является, по нашему мнению, ключом к разгадке природы волнообразности и вегетативных расстройств организма, если мы, основываясь на многочисленных фактических данных К. М. Быкова и его сотрудников, примем во внимание зависимость функций вегетативной нервной системы от кортикальных механизмов регуляции. В самом деле, если признать, что явлениям высшей нервной деятельности присущ волнообразный характер, как результат борьбы процессов возбуждения и торможения, то при существующей функциональной связи коры больших полушарий с подкорковыми центрами мы должны иметь определенное отражение этой волнообразности и на вегетативных проявлениях, в частности в секреторных и моторных актах внутренних органов.

Проведенный нами подробный анализ опытов на собаках с параллельным учетом условнорефлекторной деятельности и деятельности внутренних органов подтвердил это предположение. Оказалось, что изо дня в день наблюдаемые колебания в функциональных отправлениях внутренних органов, не выходящие за пределы так называемой нормы, находятся в определенной корреляции и зависимости от колебаний уровня условнорефлекторной деятельности, также не выходящей за пределы нормы. Всем хорошо известно, что опыт на опыт не похож, и не случайно в экспериментальной физиологии установилось поэтому правило проделявать целый ряд контрольных опытов для определения так называемого исходного фона.

Но если при нормальном состоянии организма эти колебания уровня высшей нервной деятельности и деятельности внутренних органов бывают незначительными, отражая результат «сбалансированной» борьбы процессов возбуждения и торможения в центральных нервных образованиях, то при патологическом состоянии, в частности при экспериментальном неврозе, этот баланс обычно резко нарушается либо в сторону превалирования процесса возбуждения, либо в сторону превалирования процесса торможения, борьба между этими процессами резко обостряется, явления иррадиации и взаимной индукции приобретают застойный характер, что, естественно, должно привести к увеличению, во-первых, времени

олебательных движений процессов, и, во-вторых, амплитуды самих колебаний, т. е. к изменению «волны во времени и волны в пространстве».

В многочисленных опытах на собаках с экспериментальным неврозом была обнаружена, во-первых, зависимость возникновения, развития и исчезновения вегетативных расстройств от возникновения, развития и исчезновения нарушений высшей нервной деятельности. Обычно расстройства функций внутренних органов, а также и общефизиологических процессов начинались вслед за появлением отклонений высшей нервной деятельности от нормы. Далее, глубина и продолжительность их были синхронны глубине и продолжительности кортикальных нарушений. И, наконец, с нормализацией высшей нервной деятельности в большинстве случаев вскоре же восстанавливалась и нормальная функция внутренних органов.

Во-вторых, определилась зависимость возникновения той или иной формы вегетативных расстройств от функционального состояния коры головного мозга и связанных с ней подкорковых вегетативных центров. Было установлено, что функциональная недостаточность внутреннего органа возникает в двух случаях, когда в коре мозга превалирует процесс торможения с иррадиацией его в подкорку или когда происходит отрицательная индукция последней при усилении процесса возбуждения в коре мозга. Гиперфункциональная же форма расстройств внутреннего органа бывает или при положительной индукции подкорки с заторможенной коры мозга, или при иррадиации процесса возбуждения с коры в подкорку.

Поскольку при экспериментальном неврозе отмечается некоторая инертность в скорости изменений функционального состояния коры и подкорки головного мозга и часто выявляется определенная застойность того или другого процесса, возникновения застойных очагов возбуждения и торможения, то в опытах на животных удалось зафиксировать волнообразность вегетативных расстройств, когда смена, например, гиперфункциональной формы расстройств органа гипофункциональной происходила на протяжении всего заболевания (рис. 1).

Сопоставляя в этих случаях форму вегетативных расстройств с функциональным состоянием высших отделов центральной нервной системы, мы могли отчетливо видеть, как например гипофункция органа сочеталась с усилением в коре мозга тормозного процесса и с иррадиацией его в подкорковые центры и как в последующем переход гипофункциональной формы

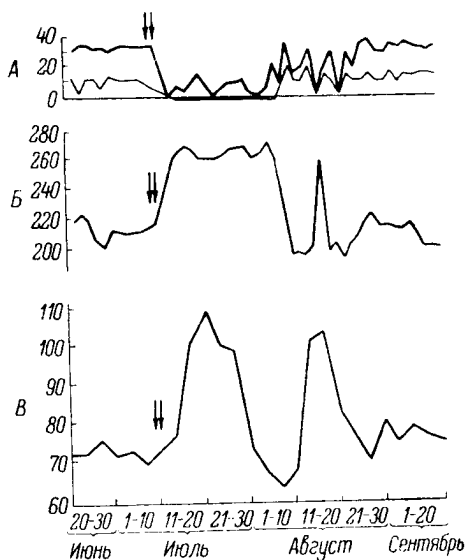


Рис. 1. Соотношение изменений высшей нервной деятельности (А — условных и В — безусловных слюнных рефлексов) и секреторной функции желудка (В) — при экспериментальном неврозе у собаки.

Сверху вниз: условный пищевой рефлекс; условный дифференцировочный рефлекс; безусловный пищевой рефлекс: количество сока из изолированного желудка. По оси абсцисс — даты опытов; по оси ординат — слюноотделение в дел. шк. (А, В) и отделение желудочного сока в мл (В). Стрелки указывают дни ошибок.

в гиперфункциональную сочетался с положительной индукцией подкорки при заторможенной коре мозга.

В других случаях иррадиация и взаимная индукция нервных процессов в коре и подкорке происходила в более короткие интервалы времени и соответственно этому смена одной формы расстройств деятельности органов другой совершалась значительно быстрее, в более короткие отрезки времени. Иногда это было в тот же день или на второй и третий дни, после изменений функциональных взаимоотношений коры и подкорки.

Такую зависимость можно было установить на примерах изменений секреторного процесса в желудке, печени, поджелудочной железе, тонком кишечнике, изменений кровяного давления, всасывания питательных веществ в кишечнике и желчном пузыре, проницаемости сосудов кожи и других вегетативных функций.

Здесь же нужно подчеркнуть, что не во всех опытах с такой отчетливостью удается наблюдать описанную выше зависимость. Это и понятно, если принять во внимание исключительную сложность динамики высшей нервной деятельности вообще и возможность одновременного возникновения, например, взаимной индукции между центрами коры головного мозга, между центрами подкорковых образований и, наконец, между корой и подкоркой, в частности.

И если мы в норме отмечаем сложную мозаику процессов торможения и возбуждения в коре больших полушарий, то в еще большей степени нужно ожидать появления такой мозаичности этих процессов при патологическом состоянии. Поэтому в каждом органе в зависимости от того, с каким нервным центром он связан и в каком функциональном состоянии находится в данный момент этот центр, и будут проявляться различные по своей форме и направленности расстройства. Однако то, что нам все же удалось на различных объектах исследования и различными лицами установить такую зависимость, позволяет объяснить природу вегетативных расстройств внутренних органов при экспериментальном неврозе функциональным состоянием высших отделов центральной нервной системы, и в более конкретном смысле — движением и взаимодействием процессов возбуждения и торможения в коре мозга и подкорковых вегетативных центрах.

Конечно, этим объяснением несколько не умаляется значение и роль в происхождении различных форм вегетативных расстройств и волнообразного хода их течения при патологическом состоянии организма других указанных выше факторов. Все они, по-видимому, принимают участие в процессе развития той или иной формы нарушений функций внутреннего органа. Однако, как показывает опыт, все же начало возникновения вегетативных расстройств связано с первичным нарушением кортикальных механизмов регуляции, с расстройством высшей нервной деятельности. И нормализация функций внутренних органов происходит при восстановлении высшей нервной деятельности и нормальных функциональных взаимоотношений коры больших полушарий и подкорковых центров. Поэтому можно думать, что остальные факторы включаются в развитие патологического процесса в связи с нарушениями кортикального механизма регуляции, тем более, что их участие в нормальных физиологических отправлениях органов находится в зависимости от кортикальной регуляции.

С позиций кортико-висцеральной теории следует подчеркнуть и то обстоятельство, что с развитием патологического процесса внутренние органы не остаются «пассивными». Патологические изменения, возникаю-

ние в них, создают условия для необычной афферентной импульсации в высшие отделы центральной нервной системы, что углубляет патологическое состояние мозговых центров, создает «порочный круг», при котором в ряде случаев афферентная импульсация с патологически измененного органа может стать источником рецидива невротического состояния органов. В опытах нашей сотрудницы В. Л. Балаксиной мы наблюдали такой факт, когда после нормализации высшей нервной деятельности, нарушение которой было вызвано столкновением экстероцептивной и

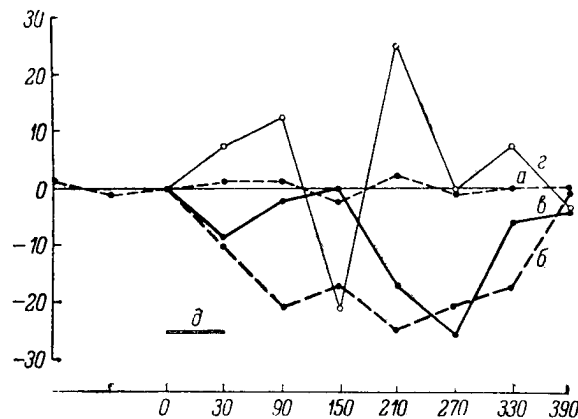


Рис. 2. Динамика развития тормозного процесса в коре мозга собаки в норме и при экспериментальном неврозе.

По оси ординат — отклонение вентиляции легких от исходного уровня (в %); по оси абсцисс — время (в сек.). а — без применения условного раздражителя; б — при применении дифференцировочного раздражителя до невроза; в, г — при применении того же раздражителя в различные дни невроза; д — отметка изолированного действия дифференцировочного раздражителя.

интероцептивной сигнализацией, деятельность почек оставалась патологической, и достаточно было применить функциональную нагрузку на данный орган, чтобы вновь вызвать патологическое состояние коры мозга с последующим ухудшением деятельности почек.

Вегетативные расстройства внутренних органов могут быть в различных органах и системах неоднозначными, в зависимости от иррадиации, концентрации и взаимной индукции процессов торможения и возбуждения не только во всей коре и подкорке, но и между отдельными нервными центрами, связанными с различными физиологическими системами организма. Отсюда возможна известная мозаичность патологических форм в различных органах. Однако и в этих случаях постоянно обнаруживается наличие волнообразного хода развития патологического процесса.

Об этом же говорят и следующие факты, обнаруженные в опытах на собаках нашими сотрудниками по кафедре нормальной физиологии Военно-медицинской Академии И. И. Голодовым и И. А. Саповым.

На нескольких собаках с выработанными системами условных кислотно-оборонительных и дыхательных рефлексов И. И. Голодов изучал изменения вентиляции легких и состава альвеолярного воздуха при экспериментально вызванном неврозе. Применяв разработанный им метод автоматической регистрации изучаемых показателей, он по изменению уровня вентиляции легких проследил динамику развития тормозного

процесса за пределами «нуля» вначале при нормальной высшей нервной деятельности, а затем в различные периоды невроза (рис. 2). Оказалось,

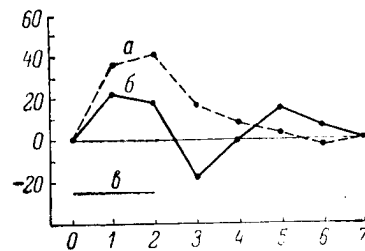


Рис. 3. Динамика развития возбуждательного процесса в коре мозга собаки в норме и при экспериментальном неврозе.

По оси абсцисс — время (в мин.); по оси ординат — отклонение вентиляции легких от исходного уровня (в%). *a* — до невроза; *b* — через две недели после сшибки; *c* — отметка изолированного действия положительного условного раздражителя.

том изучения в его опытах являлось изменение уровня кровяного давления. Сочетая наложение груза на спину собак, вызывавшего повышение кровяного давления, со звуком метронома 75 ударов в 1 мин. и со световым раздражителем, ему удалось образовать прочные положительные условные рефлексы. В дальнейшем была выработана дифференцировка на звук метронома 150 ударов в 1 мин. Регистрация уровня кровяного давления в опыте с условными рефлексами производилась через короткие интервалы времени, что позволяло следить за динамикой развития как возбуждательного, так и тормозного процесса. Обычно, вне времени действия условного раздражителя, уровень кровяного давления колебался в пределах 135—150 мм рт. ст.; при применении положительного условного раздражителя, например звука метронома, уровень кровяного давления резко повышался и к 3-й минуте достигал максимума (215 мм рт. ст.), а к 5-й минуте возвращался к исходному положению. При применении дифференцировочного раздражителя уровень кровяного да-

вления резко углубляется, чтобы вскоре опять растормозиться, и т. д. Такой же волнообразный характер отмечается в протекании возбуждательного процесса (рис. 3). что, по-видимому, отражает то нарушение взаимодействия, которое возникает между процессами возбуждения и торможения при невротическом состоянии.

В принципе подобные результаты были получены и И. А. Саповым, хотя объек-

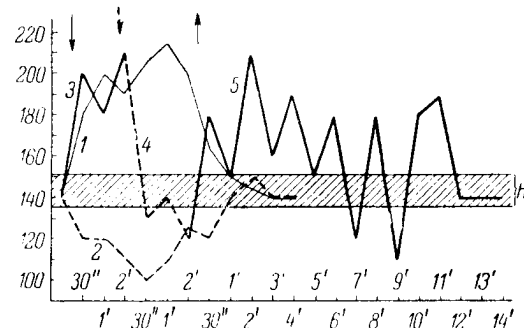


Рис. 4. Динамика развития возбуждательного и тормозного процессов в коре мозга у собаки в норме и при сшибке.

По оси абсцисс — время определения уровня кровяного давления (в сек. и мин.); по оси ординат — уровень максимального кровяного давления (в мм рт. ст.). *И* — амплитуда колебаний уровня кровяного давления в норме (без применения условного сигнала). Стрелки: первая — начало применения положительного условного сигнала, вторая — окончание его действия и начало действия отрицательного условного сигнала, третья — окончание действия отрицательного условного сигнала. 1 — развитие возбуждательного процесса ($M_{\text{в}}$) в норме; 2 — развитие тормозного процесса ($M_{\text{т}}$) в норме; 3 — развитие возбуждательного процесса ($M_{\text{в}}$); 4 — развитие тормозного процесса ($M_{\text{т}}$); 5 — после прекращения действия условного сигнала.

тения снижался и к 2 мин. 30 сек. достигал минимума (100 мм рт. ст.), а к 5-й минуте возвращался к исходному положению (рис. 4).

Таким образом, характер развития как возбуждательного, так и тормозного процесса был одинаковым: быстрое возникновение, постепенное нарастание и постепенное ослабление с возвращением к исходному состоянию. Такова динамика развития нервных процессов при нормальном состоянии коры мозга. На таком исходном фоне И. А. Саповым и была произведена сшибка кортикальных процессов в течение нескольких дней подряд. Уже при проведении сшибки были обнаружены резкие волнообразные колебания уровня кровяного давления. Ход исследования был следующий. Вначале был применен положительный условный раздражитель, который вызвал повышение уровня кровяного давления со 140 до 210 мм рт. ст.; на 2-й минуте его действие было прекращено и заменено без интервала действием дифференцировочного раздражителя, это вызвало резкое снижение кровяного давления, уровень которого через 2 мин. достиг 120 мм рт. ст., что было ниже исходного уровня на 20 мм. На этом моменте действие дифференцировочного раздражителя было прекращено, что дало резкий подъем кровяного давления до 180 мм рт. ст., и в дальнейшем на протяжении 12 мин. уровень кровяного давления имел волнообразный характер: он то повышался до 190—210 мм, то снижался до 120—110 мм рт. ст. (рис. 4).

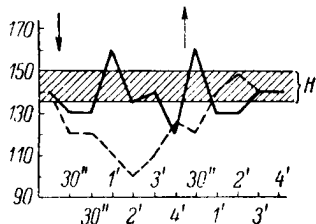


Рис. 6. Динамика развития тормозного процесса в коре мозга собаки в норме и при экспериментальном неврозе.

Обозначения те же, что на рис. 4 и 5.

В результате произведенных сшибок у собак возникло невротическое состояние. Теперь положительный условный раздражитель вызывал вначале не повышение, как обычно, а снижение кровяного давления, которое через 30 сек. сменялось повышением, затем новым снижением и новым повышением. Амплитуда колебаний давления при этом была порядка 50—55 мм рт. ст., а динамика изменений давления носила отчетливо выраженный волнообразный характер (рис. 5).

Резко изменилось и развитие тормозного процесса (рис. 6).

Таким образом, и в данном случае отмечались частые колебания уровня кровяного давления, амплитуда которого была порядка 40 мм рт. ст., что создавало волнообразность в развитии дифференцировочного торможения.

На основании приведенных фактов мы склонны объяснить природу волнообразности вегетативных расстройств при неврозе изменением функционального состояния коры головного мозга и подкорковых вегетативных центров.

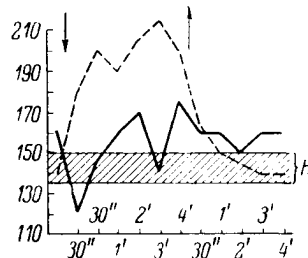


Рис. 5. Динамика развития возбуждательного процесса в коре мозга собаки в норме и при экспериментальном неврозе.

Прерывистая линия — в норме, сплошная — при неврозе. Стрелки показывают начало и конец действия раздражителя. Остальные обозначения те же, что на рис. 4.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ДИНАМИКА СИГНАЛИЗАЦИЙ С МАТКИ
В РАЗЛИЧНЫХ СТАДИЯХ ПОЛОВОГО ЦИКЛА У СОБАК**

Л. И. ЛЕБЕДЕВА

(Лаборатория интероцептивных условных рефлексов.
Заведующий — Э. Ш. Айрапетьянц)

Естественное изменение состава половых гормонов в организме в различные фазы полового цикла оказывает специфическое воздействие на рецепторную функцию матки. На основании этого можно допустить, что цикличность гормональных процессов должна определять собой специфические особенности сигнальной деятельности матки.

Вопрос о рецепторной функции матки наиболее полно был изучен в исследованиях Н. Л. Гармашевой (1940, 1950), А. В. Риккль (1943), Э. Ш. Айрапетьянца (1949, 1952, 1956) и его сотрудников (Айрапетьянц и Крыжановская, 1947; Крыжановская, 1950, 1952; Фельбербаум, 1952, 1954, 1955), В. М. Лотис (1950,) С. К. Гамбашидзе (1951).

Продолжая эту линию исследований в условиях хронического эксперимента, мы изучали изменения сигнальной деятельности матки в различных фазах полового цикла.

Помимо экспериментов на интактных животных, этот вопрос исследовался нами и на собаках, перенесших экстирпацию двигательной области коры головного мозга.

Методика

Опыты проводились на четырех собаках, по кличке Оса, Ода, Пальма и Лапа.

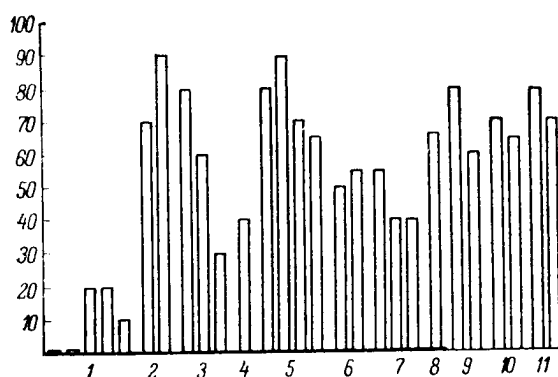
Для решения задачи исследования в методику наложения фистулы матки (Айрапетьянц и Фельбербаум, 1951) была введена модификация, заключающаяся в закрытии щелевидного просвета, ведущего из вскрытого участка рога в маточный конец его. Таким путем достигалась изоляция полости матки от внешней среды, что предотвращало инфицирование ее и возникновение метритов в течковом периоде цикла. До операции наложения фистулы матки собаки переносили беременность, роды и период лактации.

В наших опытах применялось механическое (орошение струей воды комнатной температуры) раздражение рецепторов слизистой матки. Положительным раздражителем являлась непрерывная струя воды, дифференцировочным — прерывистая струя. В качестве экстероцептивных были выработаны условные рефлексы со звукового (тон или метроном) и кожного (касалка) анализаторов.

Для сравнения интероцептивного условного рефлекса с матки был выработан интероцептивный условный рефлекс на механическое (касалка) раздражение слизистой орального конца петли тонкой кишки, выведенной по способу Тири-Велла. В качестве положительного условного раздражителя применялось прикосновение с ритмом 120 в 1 мин., дифференцировочный раздражитель отличался по ритму (60 прикосновений в 1 мин.).

Полученные результаты

Исходя из известного факта повышения чувствительности рецепторов матки при накоплении в организме фолликулина, мы приступали к выработке интероцептивного условного рефлекса с матки в первые же дни течкового периода (собаки Оса, Ода и Пальма). Применение интероцептивного раздражителя не вызывало у собак ориентировочного рефлекса и не отражалось на пищевой безусловной реакции.



Ход выработки интероцептивного условного рефлекса на раздражение матки в фазе течки полового цикла у собаки Пальма.

По оси абсцисс — дни опытов (подчеркнуты дни течки); по оси ординат — величина условного рефлекса в дел. shk.

У Пальмы на 3—4—5-м сочетаниях за 10 сек. изолированного действия условного раздражителя слюнный эффект был равен 20 дел. shk. (одной капле слюны соответствовало 10 дел. shk.) с латентным периодом, равным 1 сек. С 6-го сочетания рефлекс упрочился и проявлялся каждый раз, колеблясь по величине от 70 до 90 дел. shk. за 20 сек. изолированного действия раздражителя (см. рисунок). У Оды рефлекс стал прочным после 5-го сочетания, достигая величины 50—70 дел. shk. за 20 сек. с латентным периодом в 1—2 сек.

У Осы рефлекс стал прочным с 3-го сочетания, достигая величины 90—95 дел. shk. за 20 сек. изолированного действия раздражителя с латентным периодом 1 сек.

Желая испытать прочность выработанного рефлекса, мы прекратили пробы его после 5 сочетания на весь период течки. После прекращения течки (через 3 недели) вновь испытанный рефлекс оказался равным 90 дел. shk. за 20 сек. изолированного действия раздражителя с латентным периодом 1 сек. Фаза влияния интероцептивного раздражения матки на экстероцептивные рефлексы была кратковременной и наиболее отчетливо наблюдалась только в первых трех-четырех применениях интероцептивного раздражителя. После прекращения течки в отдельных опытах уже сформированный прочный интероцептивный рефлекс оказывал как стимулирующее, так и тормозящее влияние на экстероцептивные рефлексы. После течки величина интероцептивного условного рефлекса с матки начинала волнообразно снижаться и дифференциро-

вание раздражителей матки стало менее точным. Если во время течки величина эффекта при действии дифференцировочного раздражителя составляла в среднем 33 % по отношению к величине положительного рефлекса ассоциированной пары, то в послетечковом периоде — в среднем 50—60 %.

Сравнение скорости выработки условного рефлекса с матки во время течки и в период покоя позволило установить, что в межтечковом периоде интероцептивный условный рефлекс с матки проявился лишь на 14-м сочетании. За 20 сек. изолированного действия условного раздражителя слюнный эффект был равен 45 дел. шк. с латентным периодом 4 сек. К 40 сочетаниям рефлекс укрепился и проявлялся каждый раз, колеблясь по величине от 50 до 70 дел. шк. с латентным периодом 3—4 сек. Эти данные соответствуют наблюдениям И. М. Фельбербаум над скоростью выработки рефлекса в период покоя. С наступлением течки величина рефлекса увеличивалась до 90 дел. шк., латентный период сократился до 1 сек.

Что же касается экстероцептивных условных рефлексов во время течки, то ни у одной из собак мы не наблюдали нарушения отношений между слюнными эффектами при действии раздражителей разной силы. Течка не оказывала влияния и на безусловный пищевой рефлекс, т. е. мы не наблюдали ни задержки двигательного компонента пищевой безусловной реакции, ни отказа от еды, ни изменения величины безусловного слюноотделения.

Специфика интероцептивного условного рефлекса с матки во время течки отчетливо выявляется при сравнении рефлекса с матки с интероцептивным рефлексом с кишки (см. таблицу).

Собака Оса

Условные раздражители	Продолжительность изолированного действия раздражения (в сек.)	Латентный период (в сек.)		Условная реакция (в дел. шк.)	
		оп. № 82 (фон)	оп. № 92 (течка)	оп. № 82 (фон)	оп. № 92 (течка)
M ₁₂₀	20	1	1	145	135
Раздражение кишки +	20	1	11	110	45
Раздражение кишки —	20	1	5	50	40
M ₁₂₀	20	1	4	130	30
Раздражение матки +	20	1	3	60	60
Раздражение матки —	20	1	2	45	20
M ₆₀	20	1	1	25	70
M ₁₂₀	20	1	1	110	125

Как видно из таблицы, во время течки значительно уменьшается величина интероцептивного условного рефлекса с кишки, а также нарушается корковый анализ ассоциированной пары кишечного рефлекса. Интероцептивная дифференцировка при раздражении кишки вызвала последовательное торможение условного рефлекса на M₁₂₀.

Интероцептивный условный рефлекс на раздражение матки не изменился, при этом корковый анализ раздражений матки стал более точным. Величина экстероцептивных условных рефлексов изменилась незначительно, и растормозилась дифференцировка на M₆₀.

Еще более отчетливо проявились особенности интероцептивного условного рефлекса с матки после экстирпации участка коры в двигательной области, которая несомненно имеет специфическое отношение к висцеральным анализаторам. Мы наблюдали динамику условных рефлексов в период течки спустя 9 мес. после экстирпации участка коры в двигательной зоне. Течка способствовала нарушению компенсированных функций как двигательного аппарата (у собаки вновь появился парез левой тоны), так и восстановившихся к этому времени интероцептивных условных рефлексов. Для иллюстрации приводим протокол опыта № 240 в первый день течки.

Опыт № 240
Собака Оса

Условные раздражители	Продолжительность ассоциированного действия раздражителя (в сек.)	Латентный период (в сек.)	Условная реакция (в дел. шк.)
M ₁₂₀	20	1	145
Раздражение кишки +	20	3	20
Раздражение кишки —	20	2	45
M ₁₂₀	20	1	130
Раздражение матки +	20	4	80
Раздражение матки —	20	7	40
Касалка	20	3	70
M ₆₀	20	1	40
M ₁₂₀	20	1	140

Анализ приведенного протокола опыта позволяет отметить, что несмотря на наступившую течку экстероцептивные условные рефлексы не изменились. Вместе с этим значительно снизился интероцептивный условный рефлекс на раздражение кишки. Между рефлексами ассоциированной пары возникли парадоксальные отношения. Интероцептивный условный рефлекс на раздражение матки не пострадал, и корковый анализ раздражений матки не нарушился.

Таким образом, сравнение рефлексов двух органов одной и той же сферы интероцептивной сигнализации позволило выявить особенности интероцептивного условного рефлекса с матки, связанные с цикличностью функционирования ее. По-видимому, эти особенности обусловлены повышением чувствительности рецепторов матки во время течки в связи с накоплением в организме соответствующих гормонов. Это обстоятельство способствует быстрому образованию условного рефлекса и облегчает осуществление коркового анализа интероцептивных раздражений матки.

Вывод

Образование интероцептивного условного рефлекса на раздражение матки определяется фазой полового цикла.

- а) в фазе течки условный рефлекс на раздражение матки вырабатывается быстрее, чем в межтечковом периоде полового цикла;
- б) в фазе течки улучшается корковый анализ раздражений матки.

ЛИТЕРАТУРА

- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш., сб. «Проблемы кортико-висцеральной патологии», Изд. АМН СССР, М., 1949.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш., Докл. на XX междунар. конгр. физиол. в Брюсселе Изд. АН СССР, М., 1956.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. и Е. Ф. К р ы ж а н о в с к а я, Центр. инст. акушер и гинеколог., Сб. научн. трудов, т. X, Экспериментальные исследования, Л., 1947.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. и И. М. Ф е л ь б е р б а у м, Физиол. журн. СССР т. XXXVII, № 2, 1951.
- Г а м б а ш и д з е С. К. Материалы к физиологии интероцепторов половой сферы Грузмедгиз, Тбилиси, 1951.
- Г а р м а ш е в а Н. Л., сб. «Механизмы патологических реакций», в. 2, Изд. ВММА Л., 1940.
- Г а р м а ш е в а Н. Л., Сб. «Вопросы акушерства и гинекологии» (Тр. АМН СССР т. XI), М., 1950.
- К р ы ж а н о в с к а я Е. Ф., сб. «Вопросы акушерства и гинекологии» (Тр. АМН СССР, т. XI), М., 1950.
- К р ы ж а н о в с к а я Е. Ф., сб. «Рефлекторные реакции в физиологии и патологии женского организма», Медгиз, Л., 1952.
- Л о т и с В. М., Повости медн., в. 16 (Вопросы акушерства и гинекологии), 1950.
- Р и к к л ь А. В., Бюлл. экпер. биол. и медиц., т. XV, в. 4—5, 1943.
- Ф е л ь б е р б а у м И. М., сб. «Вопросы физиологии интероцепции», в. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.
- Ф е л ь б е р б а у м И. М. Условные и безусловные рефлексы с матки. Автореф. дисс. Л., 1954.
- Ф е л ь б е р б а у м И. М., Пробл. эндокринол. и гормонотерапии, т. I, № 4, 1955.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. Н. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ВЛИЯНИЕ ЭКСТИРПАЦИИ УЧАСТКОВ ПЕРЕДНЕГО ОТДЕЛА
КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА НА ФУНКЦИИ ИНТАКТНОГО
И ЧАСТИЧНО РЕЗЕЦИРОВАННОГО ЖЕЛУДКА ПРИ ПРОБЕ
ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИМИ ВЕЩЕСТВАМИ**

Д. В. МАНГИНА

(Лаборатория интероцептивных условных рефлексов. Заведующий —
Э. Ш. Айрапетьянц)

Огромную роль в функциональной перестройке организма, наступающей в результате оперативных вмешательств как на желудочно-кишечном тракте, так и на других органах и системах, играет кора больших полушарий головного мозга (Быков, 1942; Петрова, 1953; Асратян, 1953, и др.). Однако пространственная корковая локализация систем, связанных с осуществлением этих реакций, до сих пор слабо изучена, несмотря на то, что исследования, посвященные вопросам локализации функций, проводятся давно с помощью весьма разнообразных методических приемов.

Впервые данные о непосредственном отношении мозговой коры к внутренним органам в острых опытах путем раздражения некоторых отделов мозга и регистрации желудочно-кишечной моторики были получены Бошефонтеном (Bochelontaine, 1876), несколько позже Хласко (Hlasko, 1887), В. М. Бехтеревым и Н. А. Миславским (1890). Уотс и Фултон (Watts a. Fulton, 1934), Фултон (Fulton, 1943), Хессер, Ленгуорти и Колб (Hesser, Langworthy a. Kolb, 1941) наблюдали изменение желудочно-кишечной двигательной активности, наступавшее в результате локального удаления только премоторного или моторного отделов коркового плаща. И. А. Булыгин (1939), используя метод условных рефлексов, смог показать, что влияние коры головного мозга на двигательную функцию желудочно-кишечного тракта после удаления премоторной области меняется.

В настоящее время систематические исследования по изучению коркового афферентного и эфферентного представительства внутренних органов проводятся в лаборатории Э. Ш. Айрапетьянца (1955, 1956, 1957).

Наше исследование представляет собой попытку применить для изучения указанного вопроса некоторые фармакологические вещества (морфий, гистамин) до и после частичной резекции желудка и экстирпации передних отделов коры головного мозга.

Методика

Исследование проводилось на трех собаках: Задира, Жук и Фукс. Задира имел две фистулы: желудочную и кишечную (все желудочные фистулы накладывались в области дна желудка). Жуку была наложена только фистула желудка. Фукс одномо-

ментно перенес операцию резекции половины желудка и наложения желудочной и кишечной фистулы.

Перед началом опыта после промывания желудка через фистулы вставлялись баллончики из тонкой резины, соединенные с капсулами Марся и ртутными манометрами. В желудочный баллончик поступало от 50 до 200 мл воздуха до установления постоянного (фоновое) давления в 2—6—8 мм рт. ст. В кишечный баллончик поступало от 5 до 50 мл воздуха до постоянного давления в 4—8—10 мм рт. ст. После установления фона желудочной и кишечной моторики при действии механического раздражителя (баллона, наполненного воздухом) вводились подкожно фармакологические вещества: морфий (в дозе $\frac{1}{3}$ мл 1%-го раствора на 1 кг веса животного) или

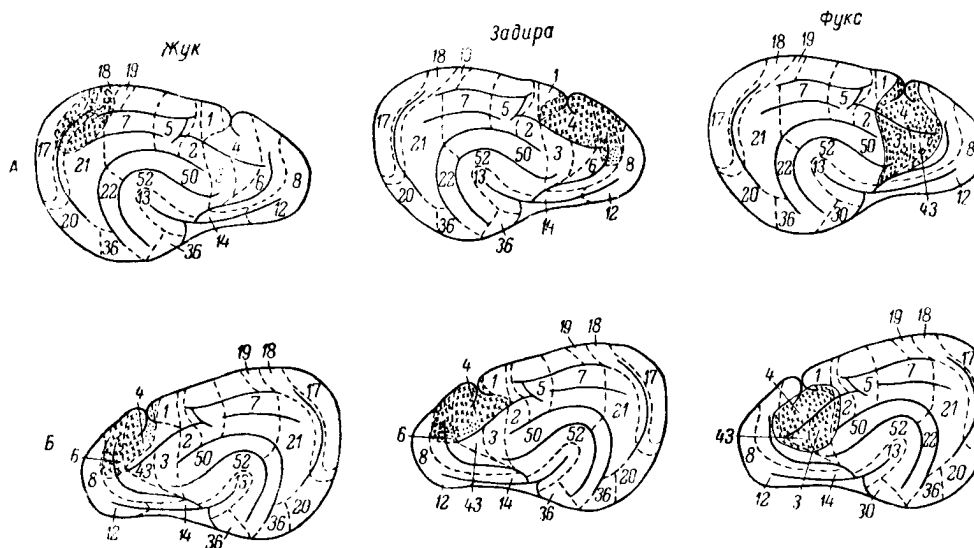


Рис. 1. Цитоархитектоническая карта мозга собаки (по М. О. Гуревичу и Г. Х. Быховской, 1927) с границами удаленных участков коры головного мозга у собак Жука, Задиры и Фукса.

А — правое полушарие, Б — левое.

гистамин (1 мл 1%-го раствора). Выделение секрета после введения обоих веществ полностью заканчивалось через полтора-два часа. Пробы с применением обоих агентов производились через каждые пять дней и перемежались контрольными опытами. В полученном из желудка содержимом определялись следующие ингредиенты: свободная соляная кислота, общая кислотность, переваривающая сила по Метту и плотность сока при помощи рефрактометра.

Было проведено три серии опытов. Первая состояла в выяснении характера действия вышеупомянутых препаратов на функции желудочно-кишечного тракта в норме (Жук и Задира). Во второй серии действие морфия и гистамина изучалось на собаках Жук и Фукс после резекции половины желудка. Операция производилась в модификации Финстерера. Третья серия опытов была посвящена изучению особенностей действия обоих веществ после удаления некоторых участков коры головного мозга. У всех собак вначале производилась операция на левом полушарии, а затем на правом, промежуток между операциями составлял 5—6 недель. У Задиры были последовательно удалены 4-е и 6-е корковые поля с обеих сторон (в соответствии с картой цитоархитектонических полей мозга собаки по Гуревичу и Быховской, 1927). Жук через $1\frac{1}{2}$ мес. после резекции половины желудка перенес экстирпацию 4-го и 6-го полей слева, а затем контрольную операцию с удалением участка коры в затылочной области. Повреждения коры больших полушарий, нанесенные Фуку последовательно с двух сторон, охватывают область 4-го, 3-го и 43-го полей (у Фукса были проведены мозговые операции через 8 мес. после резекции желудка). Опыты начинались на 4—6-й день после операции. Для более точного определения границы и глубины нанесенных повреждений после окончания физиологического исследования мозг Жука и Задиры был подвергнут морфологическому исследованию (окраска препаратов

производилась по методу Ниссля),¹ мозг Фукса был исследован макроскопически (рис. 1).

Полученные результаты

В первой серии опытов (наблюдения на Жуке и Задире) при раздражении механорецепторов желудка наблюдалась равномерная двигательная деятельность желудка и тонкого кишечника. В применявшихся

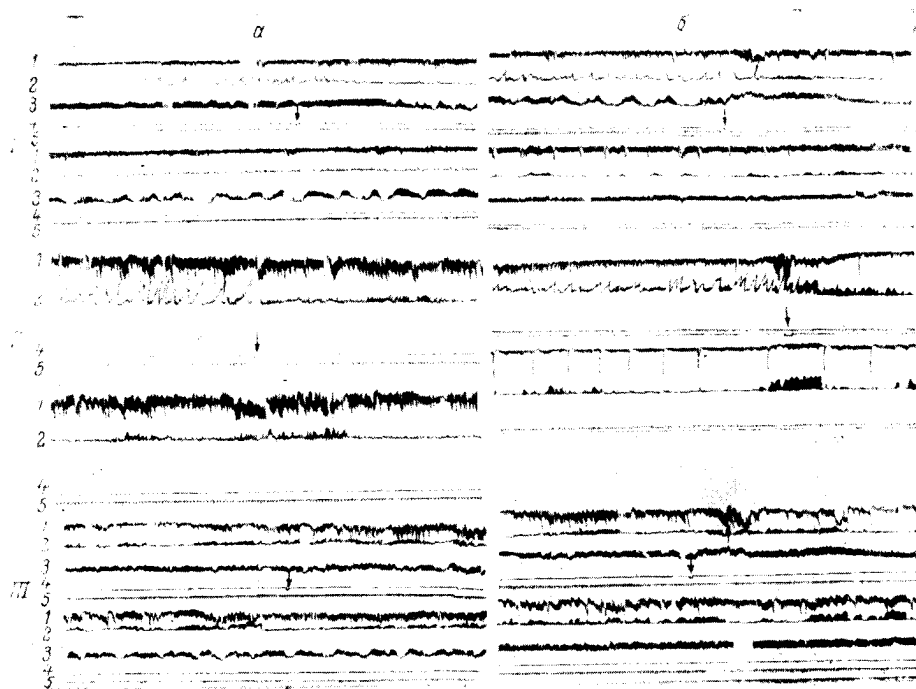


Рис. 2. Особенности моторики желудочно-кишечного тракта под влиянием введения гистамина (а) и морфия (б).

I — Задира (собака с интактным желудком), II — Жук (через 2 1/2 недели после резекции половины желудка), III — Задира (через 5 и 7 дней после повторной а. стирпации 4-го и 6-го полей коры). Каждая группа кимограмм (I, II, III) состоит из двух отрезков одной ленты — нижняя является продолжением верхней. 1 — дыхание; 2 — моторика желудка; 3 — моторика кишечника; 4 — отметка раздражения (стрелка — момент инъекции вещества); 5 — отметка времени 15 сек.

опытных условиях при раздражении механорецепторов желудка желудочная секреция не наблюдалась. Из кишечной фистулы за каждый опытный час выделялось 5—7 мл кишечного сока.

Инъекция гистамина резко тормозила моторику желудка, способствуя появлению мелких, частых, равномерных колебаний, и в то же время усиливала перистальтику тонкого кишечника (рис. 2, I, a). Секреторная реакция желудка на гистамин выражалась в выделении 70 мл (Задира) и 150 мл (Жук) сока, в котором содержание свободной соляной кислоты колебалось от 9 до 16, а общей кислотности — от 14 до 21 условных единиц. Плотность сока варьировала от 0 до 2—3 условных единиц, а пере-

¹ Гистологический анализ производился сотрудниками лаборатории Г. А. Покровской и И. И. Фигуриной.

варивающая сила — от 0 до 2—3 мм. На кишечную секрецию гистамин заметным образом не действовал.

Введение морфия вызывало через $1\frac{1}{2}$ —2 мин. после инъекции сильное возбуждение, которое заключалось в общем беспокойстве, тошноте,

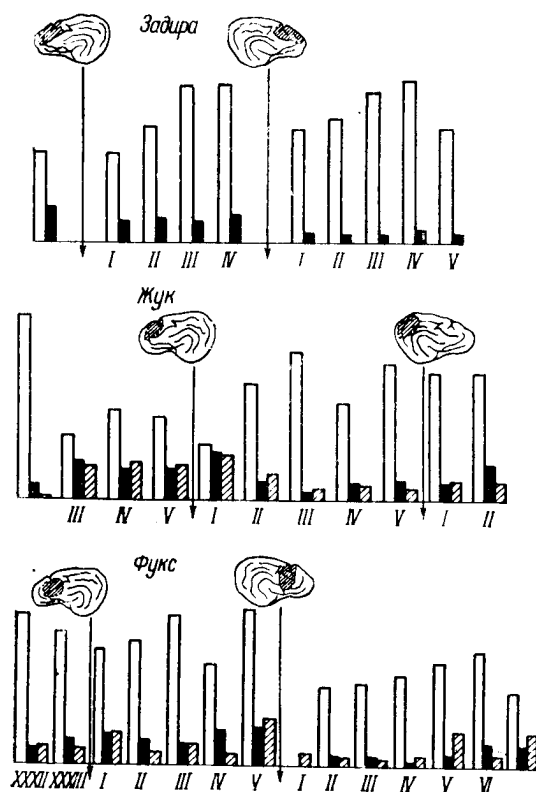


Рис. 3. Соотношения средних недельных объемов желудочной секреции при действии механического раздражителя, морфия и гистамина в норме и после резекции половины желудка и экстирпации участков коры головного мозга.

Белые столбики — секреция на введение гистамина; черные — секреция на введение морфия; заштрихованные — секреция на механическое раздражение; стрелка — момент операции; цифры под столбиками — недели после операции. На схемах мозга нанесены границы удаленных участков коры головного мозга.

лудка по линии, проходящей от середины большой кривизны к середине малой кривизны. Опыты, относящиеся к описываемой серии, на Жуке были начаты через 2 недели, а на Фуксе — через 8 мес. после операции.

Уже через 2 недели после операции у Жука при действии механического раздражителя отмечена вполне нормальная двигательная деятельность культи желудка, которая в дальнейшем изменилась в сторону некоторого усиления. За опыт из желудочной фистулы выделялось от 10 до 20 мл секрета. Особенности моторики желудочно-кишечного тракта на введение гистамина и морфия остались без изменений (по сравнению с доопе-

рвотных движениях и длилось 1—2 мин., сопровождаемая обильным слюноотечением и заканчиваясь сном животного. Вслед за окончанием периода возбуждения полностью прекращались желудочные сокращения и резко падало внутрижелудочное давление до 0—2 мм рт. ст. В то же время наблюдался подъем тонуса кишечника, длившийся 5—7 мин., после которого наступало резкое торможение частоты и силы сокращений (рис. 2, I, б). Секреция желудка на морфий составляла от 13 (Жук) до 27 мл (Задир) сока, в котором содержание свободной соляной кислоты колебалось от 8 до 15, а общей кислотности — от 13 до 90 усл. ед. Плотность полученного секрета достигала 3—6—7 усл. ед., а переваривающая сила — 2—6 мм. Кишечную секрецию, вызванную введением баллона, морфий тормозил до нуля.

Во второй серии опытов были проведены исследования функций резецированных желудков. Наблюдения были выполнены на собаках Жук и Фукс. Обоим животным была произведена операция с удалением половины же-

рационной нормой) (рис. 2, II, а и б), но объем секреторной реакции желудка на эти же вещества претерпел изменения. Так, количество секрета в ответ на инъекцию гистамина через две недели после операции уменьшилось в 2—3 раза (со 150 до 50—70 мл), а в ответ на инъекцию морфия увеличилось более чем в 2 раза (с 13 до 30—25 мл).

Опыты, поставленные на Фуксе через 8 мес. после резекции, позволили установить, что соотношение секреции на гистамин и морфий у него такое же, как у интактных собак (у Фукса через 8 мес. после операции объем «гистаминовой» секреции колебался от 120 до 130 мл, а «морфийной» —



Рис. 4. Условнорефлекторное проявление двигательных расстройств у собаки Задиры после двухсторонней экстирпации 4-го и 6-го полей коры головного мозга.

от 12 до 14 мл, т. е. секреция на гистамин была так же, как и в норме, в 8—10 раз больше, чем на морфий) (рис. 3).

Третья серия наблюдений связана с изучением функций желудочнокишечного тракта после экстирпаций двигательных участков коры головного мозга. Мозговые операции животные переносили хорошо. В послеоперационном периоде, который протекал без осложнений, эпилептоидные припадки не наблюдались. Двигательные расстройства, сопутствующие повреждению двигательной области коры мозга, отмечались в течение 7—10 дней после первой мозговой операции и после второй мозговой операции — в течение 11—15 дней. После указанных сроков двигательные расстройства, отсутствуя в обычных условиях, проявлялись у всех собак только после инъекции морфия. Через 5—6 недель после повторной мозговой операции в результате длительного применения алкалоида у одной собаки (Задиры) образовался условный рефлекс на весь комплекс раздражителей, связанных с введением препарата. Обстановка опыта немедленно вызывала цепь двигательных расстройств (рис. 4).

В результате экстирпации 4-го и 6-го полей левого полушария у Жука и Задиры наибольшие изменения были отмечены в объеме секреции на гистамин и морфий. Эти изменения мы изучали на средних недельных

объемах секреции. Как видно из рис. 3, начиная с первой послеоперационной недели количество секрета на гистамин начинает увеличиваться, достигая максимума (165—170% исходного уровня) на третьей неделе. В это же время секреция на морфий претерпевает обратные изменения и в те же сроки уменьшается до 30—60% дооперационной нормы. Тенденция к появлению подобных расхождений была отмечена после первой мозговой операции у Фукса, но в количественном отношении эти колебания не выходили за пределы контрольных цифр. Повторные оперативные вмешательства на Жуке и Задири, выполненные после установления постоянного фона секреции, показали, что наблюдавшиеся особенности секреторных реакций были не случайны, а закономерно обусловлены удалением определенных участков коры головного мозга, так как после экстирпации 4-го и 6-го полей правого полушария у Задиры были обнаружены те же закономерности. (Только максимум секреции на гистамин был сдвинут к 4-й неделе, хотя минимум секреции на морфий, составивший 20% дооперационной нормы, опять-таки наблюдался в течение 3-й недели после операции). Разрушение затылочных долей у Жука, не отразившись на «гистаминовой» секреции, повлекло за собой увеличение «морфийной» почти в два раза, т. е. возникла картина, противоположная той, которая наблюдается при операциях на фронтальных областях коры мозга. У Фукса после повреждения 4-го, 3-го и 43-го полей правого полушария отмечена вполне отчетливая тенденция к увеличению секреции на гистамин и к резкому торможению на морфий. Так, объем секреторной реакции в ответ на инъекцию гистамина (несколько снизившийся непосредственно после операции), постепенно увеличиваясь, достиг максимума к 7-й неделе (исходный уровень секреции не был, однако, достигнут). Минимум сокоотделения на морфий (25% от дооперационного уровня) был отмечен на 4-й неделе (рис. 3). В связи с операциями на коре больших полушарий претерпевает некоторые изменения также и моторная деятельность желудка. У Задиры после первой мозговой операции она была заторможена в течение 10—11 дней, восстановившись в прежнем виде на 12-й день. После удаления двигательной области правого полушария «механическая» моторика в том виде, в каком она описывается для нормальных условий, появилась только на 13-й день. Вплоть до этого дня отсутствовала также та специфичность, которая характерна для моторики как на гистамин, так и на морфий, и обе не отличались от контрольной секреции, выделяющейся при механическом раздражении желудка (рис. 2, III, а и б). Одновременно с этим латентный период после инъекции морфия удлинился до 4—5 минут. У Жука ни после первой (двигательная область), ни после второй контрольной (затылочная область) операций отчетливых изменений в моторной деятельности желудка не наблюдалось. То же самое относится к моторной деятельности желудка собаки Фукс.

До недавнего времени считалось, что сокогонный эффект гистамина обуславливается исключительно прямым влиянием препарата на секреторные элементы слизистой желудка. Но в последние годы стали появляться сообщения о том, что сокоотделение на гистамин в значительной мере зависит от функционального состояния высших отделов центральной нервной системы (Коштыяц и Сербенюк, 1955; Генес, Лесной и Юрченко, 1956).

Из серии опытов по изучению резецированных желудков можно видеть, что резекция половины органа, связанная с уменьшением количества железистых элементов и резким снижением реактивной способности кле-

жок желудка, ведет к уменьшению объема секреторной реакции, вызванной введением вещества. Однако на основании этого нельзя считать, что гистамин является веществом только периферического действия, как это полагали многие исследователи, поскольку кора головного мозга и, в частности, двигательная область оказывают однотипное влияние на «гистаминовую» секрецию как нормального, так и резецированного желудка: экстирпация 4-го и 6-го полей закономерно приводит к увеличению количества секрета и в том и в другом случае.

Характер секреции на морфий после мозговых операций был иным, чем на гистамин.

Как известно, морфий относится к числу тех веществ, действие которых осуществляется через высшие отделы центральной нервной системы. Согласно гипотезе А. И. Смирнова и В. Ф. Широкого (1926), секреторный эффект морфия объясняется тем, что он снимает тормозные влияния, которые в обычных условиях кора головного мозга оказывает на подкорковый желудочно-секреторный центр блуждающего нерва. Последний, возбуждаясь притекающей к нему кровью, стимулирует желудочную секрецию.

На основании изложенных выше фактов возникает впечатление, что одним из проводников действия алкалоида является двигательная область, так как с экстирпацией этого отдела секреция на морфий резко падает (особенно после двустороннего удаления двигательной области). При этом необходимо сказать, что наблюдавшиеся особенности секреторных реакций не зависели от состояния периферического аппарата (интактный или резецированный желудок), а целиком определялись локализацией удаленного участка мозга.

О разнообразных влияниях, оказываемых в норме моторной и особенно премоторной областями коры мозга на двигательную деятельность желудочно-кишечного тракта, сообщалось неоднократно как в отечественной, так и в иностранной литературе. Наши наблюдения, сделанные на Задире, в какой-то мере позволяют понять особенности этого влияния: в основном оно, по-видимому, имеет трофический, корригирующий характер. Отсутствие коркового контроля приводит к сглаживанию специфичности моторики и появлению тенденции к однотипному реагированию желудка на все раздражители. Однако имеющиеся в нашем распоряжении факты не дают повода сделать какие-либо обобщения в этом направлении, так как у остальных подопытных животных (Жук, Фукс) никаких изменений в моторной деятельности желудка после мозговых операций не наблюдалось, что, вероятно, может быть объяснено неполным удалением соответствующих участков мозга.

Выводы

1. Объем секреции, вызванный инъекцией гистамина, у интактных животных всегда в 3—10 раз превышает объем секреции, вызванной инъекцией морфия. Моторика желудка при этом претерпевает изменения, строго характерные для каждого из этих веществ.

2. После резекции половины желудка секреция на гистамин уменьшается, а на морфий — увеличивается; через полгода эти изменения исчезают и реакции соответствуют дооперационной норме. Моторика желудка и кишечника существенно не меняется.

3. Передние отделы коры головного мозга тесно связаны с осуществлением секреторной и моторной функции желудочно-кишечного тракта при воздействии гистамином и морфием.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., Журн. вып. первн. деят., т. V, в. 5, 1955.
 Айрапетьянц Э. Ш., Докл. на XX Междунар. конгр. физиол. в Брюсселе, Изд. АН СССР, М., 1956.
 Айрапетьянц Э. Ш., сб. «Проблемы физиологии центральной нервной системы», посвящ. 70-летию со дня рожд. акад. К. М. Быкова, Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.
 Асратян Э. А., Физиология центральной нервной системы. Изд. АМН СССР, М., 1953.
 Бехтерев В. М. и Н. А. Миславский, Медн. обозрение, т. XXXIII, № 2, 1890.
 Булыгин И. А., Пятое совещ. по физиол. пробл., Тез. докл., М.—Л., 1939.
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Изд. ВММА, Киров, 1942.
 Генес С. Г., Н. Г. Лесиной и М. З. Юрченко, Физиол. журн. СССР, т. XLII, № 4, 1956.
 Гуревич М. О. и Г. Х. Быховская, Медико-биол. журн., в. II, 1927.
 Коштоянц Х. С. и Ц. В. Сербенюк, Докл. Акад. наук СССР, т. 104, № 5, 1955.
 Петрова М. К., Собр. трудов, тт. I и II, изд. АМН СССР, М., 1953.
 Смирнов А. И. и В. Ф. Широкий, Тр. II Всесоюзн. съезда физиологов, изд. «Главнаука», Л., 1926.
 Bochefontaine L. T., Arch. de physiol. norm. et patholog., ser. 2, t. 8, 1876.
 Fulton J. F. Physiology of the nervous system, 2d ed. London, New York, a. o., 1943.
 Hesser F. H., O. R. Langworthy and L. C. Kolb, Journ. Neurophysiol., v. IV, № 3, 1941.
 Hlasko W. Beiträge zur Beziehung des Gehirns zum Magen. Diss. Dorpat, 1887.
 Watts J. W. and J. F. Fulton, New Eng. Journ. Med., v. 210 (Apr. 26), 1934.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**РЕГИСТРАЦИЯ МОТОРИКИ ИЗОЛИРОВАННЫХ ЖЕЛУДОЧКОВ
ИЗ МАЛОЙ И БОЛЬШОЙ КРИВИЗНЫ КАК МЕТОД АНАЛИЗА
ДВИГАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖЕЛУДКА**

Е. М. МАТРОСОВА и О. В. СОЛОДКИНА

(Лаборатория физиологии пищеварения. Заведующий — А. В. Соловьев)

Хирургический метод образования изолированного желудочка (Heidenhain, 1878; Павлов, 1897) был разработан для изучения секреции желудка. Одновременно возникла мысль применить его для наблюдений за двигательной деятельностью этого органа. Первая попытка записать сокращения павловского желудочка была сделана в лаборатории И. П. Павлова Л. А. Эдельманом (1906). Он использовал широко распространенную уже в то время методику баллонно-манометрической кимографии, впервые предложенную для регистрации движений целого желудка Морицем Moritz, 1895). Попытка Эдельмана была малоуспешной, вероятно, вследствие несовершенства регистрирующего устройства. Автор отметил, что движения желудочка имели беспорядочный характер. Тем не менее удалось выявить тенденцию этих движений к периодичности. В дальнейшем моторику изолированного по Павлову желудочка изучали Карлсон и др. (Carlson, Orr a. McGrath, 1914), использовавшие тот же метод регистрации. Было установлено существование собственных сокращений мускулатуры фундальной области, независимых от сокращений antrum pylori, и показано большое значение иннервации для согласованной работы обособленных частей желудка. Позже сокращения гейденгайновского желудочка наблюдали Берковиц (Bergovitz, 1925) и Робинс и Бойд (Robins a. Boyd, 1923), желудочка, трансплантированного под кожу, — Фарел и Айви (Farrell a. Ivy, 1926). В том и другом случае была обнаружена определенная степень синхронности между периодами го-тодных сокращений главного желудка и изолированных желудочков. Таким образом, метод изолированных желудочков оказался пригодным для анализа не только секреторной, но и двигательной деятельности желудка.

Возможности исследований такого рода в последнее время возросли в связи с появлением новых модификаций павловского способа — изоляции двух и более желудочков из различных областей желудка (Давыдов, 1938; Соловьев, 1953; Хрипкова, 1958). А. В. Соловьевым, в частности, была предложена операция образования двух желудочков с различной иннервацией: одного на малой кривизне, снабженного в основном блуждающим нервом, другого на большой кривизне, иннервированного преимущественно симпатическим нервом. Этот метод позволил выявить новые закономерности нервной регуляции секреции желудка (Соловьев.

1953). Для исследования двигательной деятельности указанный способ не применялся, за исключением единственной работы А. Я. Воробьева и В. Г. Прокопенко (1952), выполненной со специальной целью изучить влияние некоторых минеральных вод на моторику желудка.

Содержанием данной работы явилось сравнительное изучение двигательной активности двух различно иннервированных желудочков как у голодных животных, так и после кормления. В последнем случае регистрировалась также секреция.

Несмотря на то что в настоящее время существуют новые, совершенные способы регистрации моторики желудочно-кишечного тракта

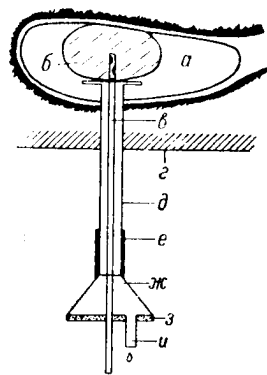


Рис. 1. Схема устройства для одновременной регистрации секреции и моторики изолированного желудка.

а — полость желудка, б — баллон, в — отводная трубка баллона, г — брюшная стенка, д — фистульная трубка, е — соединительная резиновая трубка, ж — воронка, з — пробка, закрывающая воронку, и — отверстие для оттока сока.

электрогастрография, рентгенокинография, метод радиоактивных изотопов и т. д., — манометрическая методика не исчерпала себя. Она продолжает совершенствоваться и находит широкое применение в эксперименте и клинике. Это объясняется прежде всего ее пригодностью для непрерывной многочасовой регистрации любых типов сокращений желудка во время голодной периодической деятельности и в процессе пищеварения. Кроме того, она проста и доступна, дает запись без существенных искажений, позволяет легко дифференцировать побочные волны, осложняющие гастродиаграмму. Мы также воспользовались этой методикой, приспособив ее для записи движений маленьких желудочков, увеличили чувствительность и по возможности устранили причины, искажающие гастродиаграмму.

Методика

Работа выполнена в хронических опытах на 17 сложноподоперированных собаках с двумя изолированными Соловьеву желудочками из малой и большой кривизны и фистулой желудка. В желудочки были вставлены фистульные трубки диаметром 8 мм.

Как указывалось, общий принцип баллонно-манометрической кимографии был сохранен, изменены лишь некоторые детали устройства. Баллоны, воспринимающие сокращения желудочков, имели небольшие размеры соответственно размерам желудочков. Они прикреплялись к отводным резиновым трубкам, диаметром в 3 раза меньшим диаметра фистульной трубки желудка. Для одновременной регистрации секреции (рис. 1) к баллону присоединялась воронка, закрытая с широкого конца (диаметром 3 см) пробкой. В ней укреплялась отводная трубка баллона так, что баллон располагался со стороны узкого конца воронки (диаметр которого был равен диаметру фистульной трубки желудка). В пробке имелось также отверстие для оттока желудочного сока. Баллон вводился внутрь желудка, и все приспособление укреплялось на его фистуле посредством короткой резиновой трубки, надетой на узкий конец воронки. Свободный конец отводной трубки баллона соединялся с регистрирующим устройством системы. Последнее состояло из стеклянного манометра (длина каждого колена примерно 50 см, внутренний диаметр — 8 мм) и пишущего приспособления. Манометр заполнялся до половины высоты его колен жидким вазелиновым маслом; движения масла, по нашим наблюдениям, более точно воспроизводят колебания давления внутри желудка, чем движения воды, так как масло является более вязким и легким и не дает искажений амплитуды. Приспособление для записи сокращений на ленте кимографа состояло из легкого цилиндрического поплавка длиной 2,5—3 см, диаметром 7 мм, изготовленного из фотопленки или плексигласа; на поплавке укреплялся стержень (соломинка) длиной 25—30 см, к свободному концу которого приклеивалась легкая чернильница, изготовленная из фотопленки и стеклянного капилляра и вмещающая 3—5 капель туши. Приспособление для записи помещалось в одно из колен

шометра так, чтобы поплавок оказался полностью погруженным в масло, но не тол в нем. Другое колено соединялось посредством резиновых трубок с баллонами, которые вводилось 2—6 мл воздуха. Указанное приспособление позволило вести югочасовую непрерывную запись движений изолированных желудочков и одновременно изучать их секрецию, а также для контроля регистрировать движения большого лудка.

Полученные результаты

П а с с и в н ы е д в и ж е н и я ж е л у д о ч к о в. Пассивными при- то называть такие движения, которые передаются желудку с соседних одвижных органов — брюшного пресса, диафрагмы, сердца. К ним от- сяются пульсовые и дыхательные волны гастротраммы, а также колеба- ия, возникающие при движениях животного. Пульсовые волны у со- ак нами зарегистрированы не были. Остальные пассивные движения же- лудочков не отличались от аналогичных движений большого желудка. ледует отметить, что появление их на гастротрамме желудочка явля- ось одним из признаков правильного расположения баллона в его олости.

Дыхательные волны были, как обычно, отчетливо выражены на гастро- раммах обоих желудочков, образуя зубцы на перистальтических волнах ли выявляясь в промежутках между ними. Для контроля одновременно егистрировалось дыхание. Оказалось, что при неглубоком вдохе у со- ак давление в желудке и в желудочках снижалось, а при выдохе повы- алось, т. е. наблюдались отношения, обратные тем, которые установил юриц у человека. Это, по-видимому, связано с горизонтальным положе- нием туловища и активным участием брюшного пресса в акте выдоха собак. На восходящей части перистальтической волны во время вдоха бразовывался зубец, при выдохе наблюдался дополнительный подъем. Для исходящей части волны существовали обратные отношения.

Таким образом, от собственных сокращений стенки желудочков ды- ательные волны легко отличались по конфигурации, величине, частоте синхронности записи на малой, большой кривизне и в большом желудке. ; ряде случаев величина дыхательных движений давала возможность удить о величине тонуса. Например, у ненакормленных животных во время ериода покоя дыхательные движения на малой кривизне, где при опера- ии был сохранен блуждающий нерв, были более отчетливыми, чем на боль- ой кривизне. Это совпадает с литературными данными о том, что при па- ении тонуса после перерезки блуждающего нерва дыхательные колеба- ия уменьшаются или исчезают совсем. Они не регистрируются также, о нашим наблюдениям, на фоне очень высокого тонуса и при отдельных астных и мощных сокращениях.

Лай отражался на гастротраммах в виде высоких частых пиков, движения туловища (повороты в станке, провисание во время сна) — в виде незначительного изменения давления внутри желудочков. Однако ти искажения были кратковременными и всегда могли учитываться.

В л и я н и е м е х а н и ч е с к о г о р а з д р а ж е н и я н а д в и - а т е л ь н у ю а к т и в н о с т ь и з о л и р о в а н н ы х ж е л у - д о ч к о в. Механическое раздражение при баллонном способе регистрации является неизбежным. Возможность механического раздражения при за- писи движений изолированных желудочков значительно увеличивается вследствие небольших размеров и удлиненной формы желудочков, наличия згибов в результате сращений с соседними органами и процессов рубцева- ния. По всей вероятности, беспорядочные сокращения, отмеченные Эдель- маном, возникли из-за сильного растяжения желудочка. Чтобы избежать

этого, следует стремиться расправить баллон в желудочке (рекомендуется вставлять его, растянув на тонком стержне и смазав вазелиновым маслом. Опыт показал, что чем больше воздуха входит в баллон, не вызывая сокращений, тем лучше он расправлен. Наоборот, когда небольшое раздувание приводит к возникновению сокращений, это значит, что баллон частично завернулся и имеет меньший объем, чем в действительности. Растягивая желудочек не равномерно, а в какой-то его части. Как уже указывалось, при удовлетворительном расположении баллона на гастрогамме появляются пассивные колебания. Попытки значительно сокра-

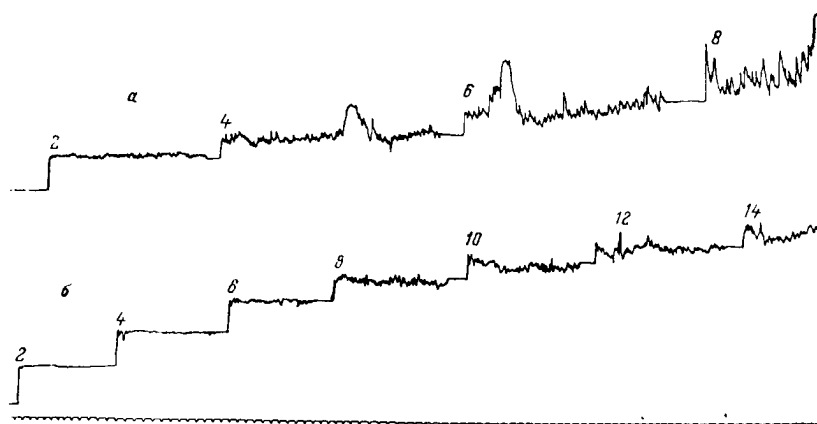


Рис. 2. Сокращения желудка из малой (а) и большой кривизны (б) после введения в баллон различных количеств воздуха (цифрами обозначены количества в см³).

Отметка времени — 30 сек.

тить размеры баллонов или уменьшить количество вводимого в них воздуха не оправдывают себя, так как при этом не регистрируются движения на фоне повышенного тонуса. Кроме того, стенки небольшого по объему баллончика окажутся напряженными уже при введении в него малых количеств воздуха, что искусственно увеличит показания давления в манометре.

В литературе существует мнение (Andrew, 1954), что раздражение при использовании баллонов ни в коей мере не снижает ценность экспериментов, произведенных по методу баллонной кимографии. Полученные нами данные подтвердили это мнение. Сравнение гастрогамм, записанных баллонным и безбаллонным способами по методике А. И. Мордовцева (1952), показало, что небольшое по силе механическое раздражение, каки является растяжение стенок желудка баллонами, раздутыми 2—6 мл воздуха, не изменяет ни обычной картины голодной периодической деятельности, ни моторики желудочков в период пищеварения. Иногда оно лишь незначительно увеличивает их тонус и амплитуды перистальтических сокращений. Кроме того, следует учесть, что механическое раздражение небольшой силы является вполне физиологическим и адекватным для желудка, особенно в процессе пищеварения.

Вместе с тем само по себе механическое раздражение является фактором, вызывающим сокращения гладкой мускулатуры желудка. Используя метод двух желудочков, удалось установить, что у голодных животных при относительном покое желудочно-кишечного тракта гладкая

ышца желудочков способна отвечать местной реакцией на умеренное механическое раздражение. Увеличивая его силу, можно получить значительные изменения гастрогаммы желудочка, аналогичные изменениям гастрогаммы интактного желудка при соответствующих условиях (увеличение частоты и амплитуды перистальтических волн, возрастание тонуса, увеличение продолжительности периодов работы, преждевременное их возникновение). Одновременно при увеличении силы механического раздражения желудочка возникают изменения движений другого желудка и большого желудка.

Оказалось также, что в ответ на одинаковое механическое раздражение (исследования производились в период относительного покоя желу-

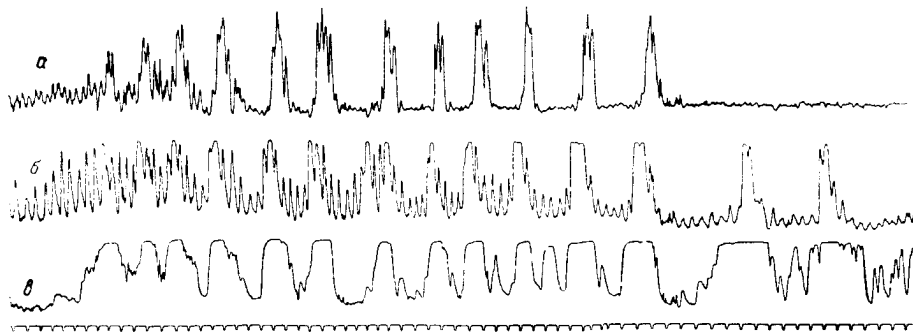


Рис. 3. Сокращения главного желудка (а), изолированного желудка из малой (б) и большой (в) кривизны у неаормленной собаки.

Отметка времени — 30 сек.

точно-кишечного тракта у неаормленных животных) более значительные изменения амплитуды, частоты и тонуса наблюдались в желудочке из малой кривизны по сравнению с желудочком из большой кривизны. С увеличением растяжения стенок сокращения усиливались, но в гораздо большей степени на малой кривизне, чем на большой (рис. 2). Это объясняется, по-видимому, атонией желудка из большой кривизны и меньшей чувствительностью его мускулатуры к механическому раздражению вследствие почти полного лишения его блуждающих нервов.

Движения желудочков у голодных животных. Наличие голодных периодических сокращений было установлено в желудочках, образованных по Павлову, Гейденгайну, в пересаженных под кожу, а в наших опытах — в желудочках на малой и большой кривизне. Карлсон и др. (Carlson, Orr a. McGrath, 1914) отметили, что точное соответствие во времени между сокращениями главного желудка и изолированного желудка по Павлову наблюдается только при достаточно широком серозно-мышечном мостике. Влияние иннервации на характер голодной периодической деятельности особенно отчетливо выявляется при одновременной регистрации движений двух желудочков с разной иннервацией.

Известно, что наступлению периода голодных сокращений желудка предшествует постепенное повышение тонуса и амплитуды сокращений. Начало возрастания тонуса раньше всего удается заметить на малой кривизне, где оно, кроме того, проявляется более отчетливо (возможно, вследствие особенностей регистрации в изолированных желудочках по сравнению с таковыми в большом желудке и большей чувствительностью малой кривизны к механическому раздражителю — баллону

по сравнению с большой кривизной). Выраженные голодные движения на малой кривизне и в большом желудке наступают одновременно, тогда как в типичных случаях на большой кривизне они запаздывают на 1—2 мин. Однако при наличии широкого перешейка на большой кривизне и как следствие этого значительной секреции и, особенно, высокой кислотности желудочного сока сокращения и на большой кривизне могут начинаться одновременно с сокращениями большого желудка (рис. 3). Сокращения в большом желудке обрываются внезапно, на малой кривизне они продолжаются еще 1—2 мин., а на большой — 3—5 мин., иногда дольше, переходя в период покоя постепенно. Таким образом, желудочные на большой кривизне присуща некоторая инертность в протекании голодной периодической деятельности. Подобная же инертность начала и окончания реакций желудка на большой кривизне наблюдается при действии других раздражений, вызывающих сокращения. Ее следует приписать перерезке большей части ветвей блуждающего нерва.

Характер сократительной деятельности во время голодного периода на малой кривизне и в большом желудке во многом сходен: в начале периода тонус достигает наибольшей величины, затем он снижается, и примерно через равные промежутки времени следуют сильные сокращения. На большой кривизне в этом случае повышение тонуса происходит только к середине периода, но отдельные сокращения совпадают с сокращениями на малой кривизне и в большом желудке. Иногда вместо отдельных сильных сокращений на большой кривизне происходит повышение тонуса на фоне которого возникают более частые ритмические сокращения. При других типах голодных движений ту или иную степень изменения тонуса и амплитуды отдельных сокращений удавалось уловить на малой и на большой кривизне.

При наступлении периода покоя в главном желудке у четырех находившихся под нашим наблюдением собак в желудочке на малой кривизне продолжались сильные, хотя и более редкие сокращения, напоминающие сокращения периода работы (рис. 3). Реакция слизи в желудочке оставалась нейтральной. Эти движения не были вызваны механическим раздражением баллоном, так как они наблюдались и при безбаллонной регистрации по А. И. Мордовцеву (1952). Этот факт представляет известный интерес для понимания механизмов голодной периодической деятельности желудка. По-видимому, для правильного чередования циклов работы и покоя необходимо сохранение не только блуждающих но и симпатических нервов, а последние частично перерезаются при образовании желудка на малой кривизне.

Это же обстоятельство, как выяснилось из опытов с регистрацией движений двух изолированных желудочков во время периода покоя влияет на частоту перистальтических сокращений желудочков. Как известно, частота сокращений интактного желудка собаки, так называемый основной ритм, составляет 4,5—5 в 1 мин. (65—72 за 15 мин.), а в желудочке на малой кривизне — лишь 4,5—5,0 за 15 мин., на большой — 68—78 за 15 мин. Приведенные данные заставляют обратить внимание на роль симпатического нерва в регуляции двигательной деятельности желудка, а также на значение определенных соотношений между симпатическим и парасимпатическим нервами в этой регуляции.

Моторика желудочков во время пищеварения. Метод регистрации движений изолированных желудочков на малой и большой кривизне был применен для изучения механизмов моторики желудка во время пищеварения. Одновременная регистрация секреции позволила

явить зависимость между отдельной и двигательной работой желудка.

Было установлено, что характер моторики обоих желудочков определяется, как и ход их секреции, качеством и количеством пищевого вещества, введенного в большой желудок. Для каждого желудочка характерна своеобразная гастродиаграмма, которая строго повторяется от опыта к опыту и отличается от гастродиаграммы другого, иначе иннервиро-

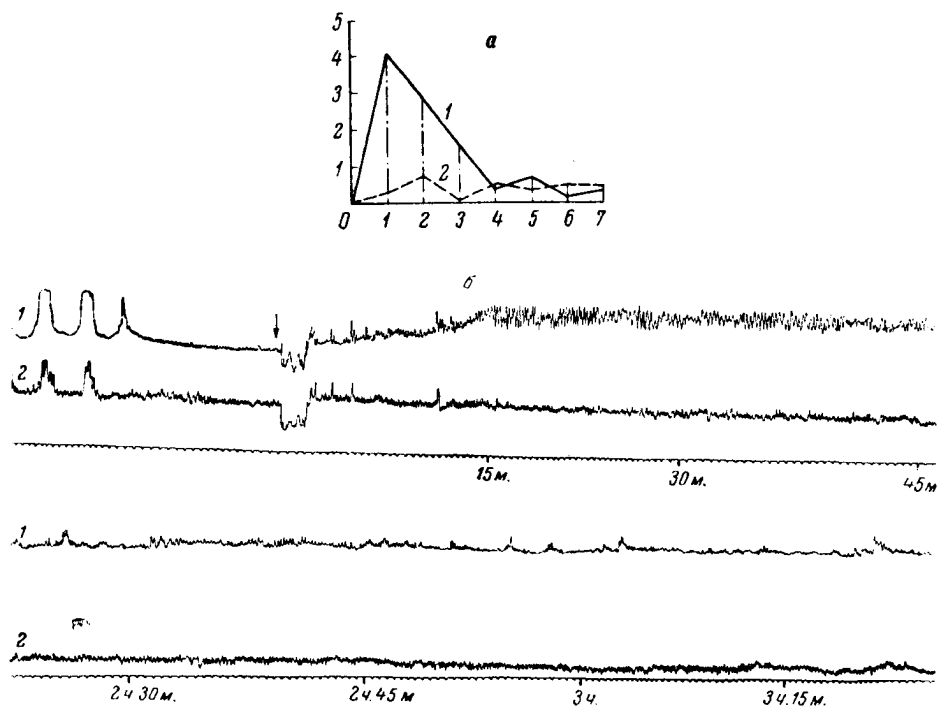


рис. 4. Секреция (а) и сокращения (б) изолированных желудочков из малой (1) и большой (2) кривизны после еды 250 г хлеба (одновременная регистрация).

(а а — по оси абсцисс — часы, по оси ординат — количество сока в мл; на б — стрелка — момент кормления; отметка времени — 30 сек.

анного желудочка. Разница в моторике желудочков тем больше, чем сильнее отличаются они друг от друга по секреции. Примерами сказанному могут служить гастродиаграммы, записанные после скармливания собаке 50 г хлеба (рис. 4) и 600 мл молока (рис. 5), и соответствующие им графики секреции.

По данным А. В. Соловьева (1953), секреция на хлеб в желудочке из малой кривизны происходит преимущественно в 1-й фазе, а 2-я фаза выражена слабо. В желудочке из большой кривизны на протяжении всего пищеварительного периода часто выделяется только слизь нейтральной реакции. Соответственно этому тонус и величина перистальтических сокращений увеличивались после еды хлеба только в 1-й фазе на малой кривизне, а большой кривизне изменений тонуса не происходило, перистальтика была заторможена. Во 2-й фазе, когда секреция на малой и большой кривизне устанавливалась на низком уровне, в моторике обоих желудоч-

ков обнаруживалось большое сходство — низкий тонус и незначительная перистальтика.

Отчетливая разница между желудочками наблюдалась и после кормления собак молоком. В первой фазе моторика и секреция резко угнетались, во второй — усиливались, преимущественно на большой кривизне.

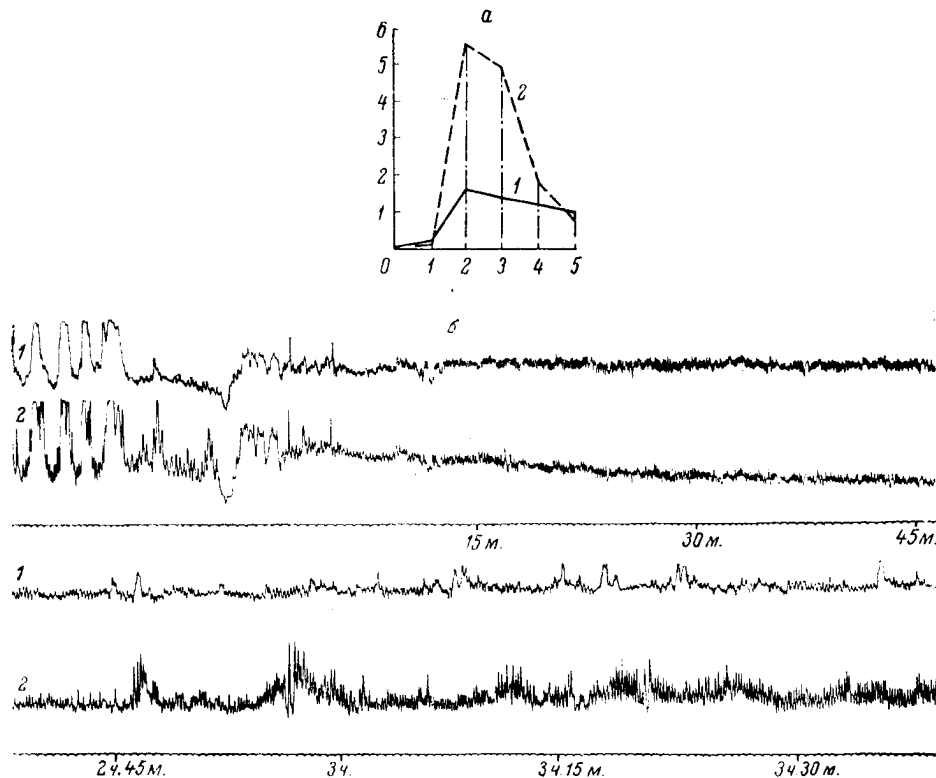


Рис. 5. Секреция и сокращения изолированных желудочков из малой и большой кривизны после еды 600 мл молока (одновременная регистрация).

Обозначения те же, что на рис. 4.

Наблюдавшаяся в этих опытах согласованность двигательной и секреторной работы желудочков, вероятно, имеет в основе единство регуляторных механизмов этих процессов.

Заключение

Применение метода изолированных желудочков из малой и большой кривизны для изучения двигательной деятельности позволило получить дополнительные данные о нервной регуляции моторики желудка. При оценке этих данных было принято во внимание, что на малой кривизне представлен преимущественно блуждающий нерв, на большой кривизне — симпатический (Соловьев, 1953).

Было установлено, что малая кривизна более чувствительна к механическому раздражению. У ненакормленных животных желудочки на малой и большой кривизне периодически сокращаются одновременно с возникно-

ением периодов работы в большом желудке. В протекании голодной сократительной деятельности на большой кривизне обнаруживается некоторая инертность. Во время покоя моторика на малой кривизне не одавляется полностью. Ритмическая активность различных желудочков неодинакова: на малой кривизне частота сокращений меньше, чем на большой. При одновременной регистрации секреции и моторики выявляется определенная связь между ними.

Сообщенные здесь факты являются свидетельством несомненной ценности метода двух изолированных желудочков как метода анализа механизмов нервной регуляции моторики желудка.

ЛИТЕРАТУРА

- Боробьева А. Я. и В. Г. Прокопенко, сб. «Проблемы бальнеологии», Изд. АМН СССР, М., 1952.
- Бавыдов Г. М., сб. «Исследования по физиологии и патологии пищеварительного аппарата человека», т. IV, Изд. ВИЭМ, М.—Л., 1938.
- Бордовцев А. И., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXXIII, в. 6, 1952.
- Павлов И. П. (1897), Полн. собр. соч., т. II, кн. 2, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.
- Половьев А. В. Роль и значение нервной системы в регуляции секреторной функции желудка и поджелудочной железы. Дисс. Инст. exper. медиц. АМН СССР, Л., 1953.
- Скрипкина А. Г., Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 7, 1958.
- Шедельман И. А. Движения желудка и переход содержимого из желудка в кишки. Дисс. СПб., 1906.
- Andrew R., Austr. Journ. Exper. Biol. a. Med. Science, v. XXXII, part 4, 1954.
- Bercovitz Z., Amer. Journ. Physiol., v. LXXII, № 1, 1925.
- Carlson A. J., J. S. Orr and L. M. McGrath, Amer. Journ. Physiol., v. XXXIII, № 1, 1914.
- Carrell J. I. and A. C. Ivy, Amer. Journ. Physiol., v. LXXVI, № 1, 1926.
- Leidenhain R., Pflüg. Arch. f. d. des. Physiol., Bd. XVIII, 1878.
- Moritz F., Ztschr. f. Biol., Bd. XXXII, 1895.
- Robins R. B. and T. E. Boyd, Amer. Journ. Physiol., v. LXVII, № 1, 1923

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗМЕНЕНИЕ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СОБАК
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ САХАРА КРОВИ В НОРМЕ И ПРИ
ДИАБЕТЕ**

М. И. МИТЮШОВ

(Лаборатория физиологии желез внутренней секреции.
Заведующая — Е. Н. Сперанская)

В настоящее время можно считать твердо установленным, что основным энергетическим материалом в деятельности мозга является глюкоза. Вопрос о роли углеводов (и в частности глюкозы) в функционировании мозга изучался в основном в опытах *in vitro*. Функции мозга в целом организме в зависимости от содержания уровня сахара в крови изучались сравнительно мало.

Исследование деятельности мозга в зависимости от изменений уровня сахара крови представляет большой интерес потому, что содержание сахара в крови испытывает значительные колебания не только при различных патологических состояниях, но и в нормальном организме — пищевая гипергликемия, гипергликемия при эмоциональном возбуждении и т. д. По данным ряда авторов, наиболее чувствительными к изменению содержания сахара в крови являются высшие отделы нервной системы, особенно большие полушария головного мозга.

Деятельность больших полушарий головного мозга в условиях инсулиновой гипогликемии изучалась рядом авторов (Cellhorn a. Minaloya, 1943; Приходькова и Долгинцева, 1946). Изучение влияния последствия инсулиновой гипогликемии различной глубины на условнорефлекторную деятельность производилось В. Г. Барановым, С. П. Пыпиной и Е. Н. Сперанской (1948а, 1948б). Работ, посвященных изучению влияния гипергликемии на высшую нервную деятельность, нам не известно.

Мы изучали условнорефлекторную деятельность у собак в условиях пониженного и повышенного содержания сахара в крови по слюнной пищевой методике в звукопроницаемой камере. Изменение уровня сахара крови производилось внутривенными введениями глюкозы (от 10 до 200 мл 40%-го раствора) или инсулина (4—8 ед.). У всех собак был следующий стереотип условных раздражителей: звонок, свет, метроном 120 ударов в 1 мин., дифференцировка к нему — метроном 60 ударов в 1 мин., звонок, свет. У собаки Садко вместо звука метронома применялся тон 2400 гц положительный и тон 1200 гц дифференцировочный. Интервалы между условными раздражителями равнялись 4—5 мин. Глюкоза вводилась за 7—8 мин., инсулин — за 35—45 мин. до применения первого условного раздражителя. Опыты проводились на шести собаках (Рейс, Садко, Луч, Серый, Турист, Бурик).

Кровь для определения содержания сахара в крови бралась из краевой зоны уха четыре раза в течение опыта: перед введением глюкозы, перед применением первого условного раздражителя (звонок), после применения четвертого условного раздражителя (M_{80}) и после опыта. Содержание сахара в крови определялось по методу Хагедорна и Иенсена.

Влияние гипергликемии и гипогликемии на словнорефлекторную деятельность нормальных собак. Высшая нервная деятельность у собак после внутривенных введений глюкозы изменялась в зависимости от количества введенной глюкозы. Введение небольших количеств глюкозы (200—400 мг на 1 кг веса животного, т. е. 10—20 мл 40%-го раствора) вызвало у трех собак (Садко, Луч, Турист) заметное нарастание величины положительных словных рефлексов и незначительное уменьшение их скрытых периодов. У одной собаки (Рейс) эти изменения наступали очень отчетливо, но на следующий день после введения глюкозы; у другой собаки (Серый) введение небольших количеств глюкозы не вызвало заметных изменений условнорефлекторной деятельности. Дифференцировка после введения глюкозы всех собак обычно не изменялась. Не наблюдалось также заметных изменений безусловных рефлексов (рис. 1). Содержание сахара в крови этих опытах обычно поднималось сразу после введения глюкозы до 120—180 мг%, но уже через 25—30 мин. (3-е взятие крови) возвращалось к исходному уровню или достигало величин, несколько более низких, чем до введения глюкозы.

Введение больших количеств глюкозы (2—4 г на 1 кг веса животного, т. е. 100—200 мл 40%-го раствора) производилось трем собакам (Рейс, Садко, Турист) и вызвало обычно снижение величины положительных словных рефлексов, скрытый период в ряде случаев удлинялся (Рейс, Турист), дифференцировка и безусловные рефлексы, как правило, не изменялись. Содержание сахара в крови в этих опытах поднималось, после введения глюкозы, до 500—600 мг% и оставалось на высоких цифрах (свыше 100 мг%) до конца опыта.

Внутривенные введения инсулина трем собакам (Рейс, Садко, Луч), если они вызывали к началу опыта заметное снижение содержания сахара в крови, приводили к снижению величин положительных условных рефлексов. Скрытый период рефлексов несколько возрастал, дифференцировка и величина безусловных рефлексов не испытывали заметных изменений.

В контрольных опытах мы производили внутривенные введения физиологического раствора в количествах, соответствующих количествам вводимого раствора глюкозы (от 10 до 100 мл), и это не оказывало влияния на словнорефлекторную деятельность.

Таким образом, гипергликемия, вызванная введением небольших доз глюкозы, оказывала в наших опытах стимулирующее влияние на положительные условные рефлексы, тогда как значительная гипергликемия, как и гипогликемия, вызванная инсулином, угнетали положительные условные рефлексы. Безусловные рефлексы и дифференцировка не испытывали заметных изменений.

Влияние гипергликемии и гипогликемии на словнорефлекторную деятельность собак с диабетом. Опыты проводились на двух собаках (Рейс, Турист) с экспериментальным сахарным диабетом, вызванным удалением около $\frac{9}{10}$ поджелудочной железы. Собаки содержались на строгой диете и получали ежедневно необходимое количество инсулина (об условиях содержания животных и изменении высшей нервной деятельности при диабете см.:

Рис. 1. Влияние гипер- и гипогликемии, вызванных внутривенными введениями глюкозы и инсулина, на условнорефлекторную деятельность собаки Садко.

A — малые дозы глюкозы; *B* — большие дозы глюкозы; *B* — инсулин; *Левая шкала* — величина положительных условных редуксов (*ветрух*) и скрытый период редукса (*ингул*). Цифры в столбцах означают количество 40%-го раствора глюкозы, физиологического раствора (в контрольных опытах) (в мл) или единицы инсулина, введенных перед опытом. 1 — величина положительных условных редуксов (сумма за опыт в сотых долях мл) в норме; 2 — после введения глюкозы; 3 — то же после введения инсулина; 4 — то же после введения физиологического раствора; 5 — величина беззачастных редуксов (среднее арифметическое за опыт); 6 — дифференцировка (в процентах) и 7 — скрытый период положительных условных редуксов (сумма за опыт).

Sanitized Copy Approved for Release 2010/06/08 : CIA-RDP80T00246A054000050001-6

ых условных рефлексов, удлинялся скрытый период рефлексов. Дифференцировка и безусловнорефлекторное слюноотделение не изменялись. Например, у собаки Рейс до операции частичного удаления поджелудочной железы введение глюкозы в количестве 2 г на 1 кг веса никогда не вызвало угнетения условных рефлексов. Наоборот, инъекции глюкозы закономерно увеличивали положительные условные рефлексы на следующий день. Только дозы 3—4 г на 1 кг веса вызывали их значительное снижение. После операции эти и меньшие дозы глюкозы (рис. 2) стали резко угнетать положительные условные рефлексы. Дифференцировка и безусловные рефлексы не изменялись.

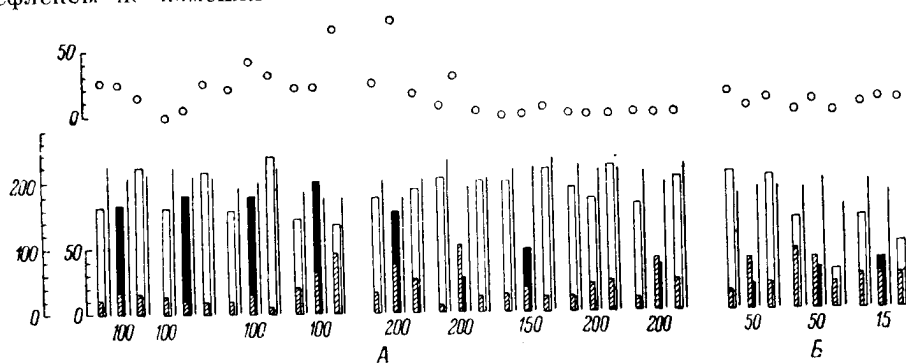


Рис. 2. Изменение условнорефлекторной деятельности у собаки Рейс с сахарным диабетом под влиянием гипергликемии.
А — до операции, Б — после операции частичного удаления поджелудочной железы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Снижение содержания сахара в крови внутривенными или подкожными введениями инсулина вызывало у собак с диабетом уменьшение величины положительных условных рефлексов (Бурик, Турист, Рейс). Снижение рефлексов наступало даже в тех случаях, когда содержание сахара в крови после введения инсулина оставалось на гипергликемических величинах, например снижалось с 250 до 150 мг%. Скрытый период рефлексов, дифференцировка и безусловные рефлексы, как правило, не изменялись. У собак Бурик и Турист в ряде опытов наблюдалось возрастание величин положительных условных рефлексов, если собаки приходили на опыт с легкой гипогликемией после утренних введений инсулина (через 3.5—4.5 часа после введения).

Наши опыты показывают, что у собак с сахарным диабетом снижается выносливость больших полушарий головного мозга к изменениям уровня сахара крови. Как повышение содержания сахара в крови, так и его понижение, даже не достигающее гипогликемии, снижают величину условного слюноотделения. Скрытый период рефлексов, дифференцировка и безусловные рефлексы при этом заметных изменений не испытывают.

О протекании возбуждительного и тормозного процессов в больших полушариях головного мозга в условиях измененного содержания сахара в крови. Из результатов вышеописанных опытов видно, что повышение или понижение содержания сахара в крови неодинаково отражается на протекании возбуждательного и тормозного процессов в больших полушариях головного мозга. Обычно при более или менее значительных колебаниях сахара в крови прежде всего изменялась величина положительных условных рефлексов, тогда как дифференцировка не испытывала значительных

изменений. В. Г. Баранов, С. П. Пышина и Е. Н. Сперанская (1948а, 1948б), изучая изменение высшей нервной деятельности собак в последействии гипогликемии, также не наблюдали изменений дифференцировки.

Нам казалось интересным специально остановиться на исследовании этого вопроса, и в настоящее время мы можем привести предварительные данные о влиянии изменения уровня сахара крови на два вида внутреннего торможения — дифференцировочное и угасательное.

На двух собаках (Садко, Рейс) ставились опыты с удлинением дифференцировки до 5 мин., причем не обнаружилось никакого влияния на нее введения глюкозы или инсулина в применяемых дозах. Слюноотделение за 5 мин. действия условного (дифференцировочного) раздражителя колебалось в одинаковых пределах как в контрольных опытах, так и в опытах с применением глюкозы и инсулина, причем изменения содержания сахара в крови были довольно значительны: повышение уровня сахара крови при введениях глюкозы доходило до 600 мг %, а снижение под влиянием введения инсулина — до 40 мг %.

Исследование скорости угашения положительных условных рефлексов (изучалось прерывистое угашение условного рефлекса на свет) у тех же двух собак привело к подобным же результатам, т. е. повышение содержания сахара в крови до 600 мг % или снижение его до 40 мг % не сказывалось на скорости угашения, характере тормозной реакции и скорости восстановления угашенного рефлекса.

Таким образом, опыты с удлинением дифференцировки и угашением условных рефлексов также подтверждают данные о том, что изменения уровня сахара крови больше сказываются на возбуждающем процессе и меньше на тормозном.

О возможных механизмах действия глюкозы на условнорефлекторную деятельность. Наблюдая изменения условнорефлекторной деятельности при сдвигах уровня сахара в крови, нам казалось, что одной из причин, вызывающих наблюдаемый эффект, особенно при гипергликемии, является нарушение осмотического давления.

Для выяснения значения осмотического давления в наблюдаемых явлениях мы поставили специальные опыты, в которых вызывали изменения осмотического давления внутривенными введениями растворов поваренной соли. Но опыты, проведенные на трех собаках (Рейс, Луч, Садко), показали, что эффект от введения в кровь поваренной соли резко отличается от действия глюкозы. Даже незначительные количества поваренной соли (20—30 мг на 1 кг веса, введенные внутривенно в 10—15 мл воды) вызывали значительное угнетение условнорефлекторной деятельности. Наступало снижение величины положительных условных рефлексов, удлинялся их скрытый период, в ряде случаев растормаживалась дифференцировка. Безусловные рефлексы заметно не изменялись. Согласно нашим подсчетам, введение в кровь 200—400 мг глюкозы на 1 кг веса животного должно вызывать не меньшее увеличение осмотического давления, чем при введении 20—30 мг поваренной соли на 1 кг веса. Однако введение такого количества соли угнетало условнорефлекторную деятельность, что не наблюдалось после введения глюкозы. Эти опыты заставляют предполагать, что изменения в деятельности больших полушарий головного мозга, наблюдаемые при введении в кровь глюкозы и поваренной соли, зависят не от увеличения осмотического давления, а от каких-то других причин, так как сдвиги осмотического давления, вызываемые введением поваренной соли и глюкозы, дают различный эффект.

Это предположение подтверждает и следующая серия опытов, проведенная на тех же животных. Вместо глюкозы мы вводили собакам другие моносахара: галактозу, маннозу, арабинозу, смесь глюкозы с фруктозой (инвертный сахар) также в виде 40%-х растворов. Опыты показали, что введение этих сахаров в небольших количествах (200—400 мг на 1 кг веса) не оказывало стимулирующего действия на условно-рефлекторную деятельность, как это наблюдалось после введения глюкозы (рис. 3).

Все это позволяет думать, что изменения функций больших полушарий головного мозга, наступающие в результате повышения уровня сахара крови при введении небольших доз глюкозы, не обусловленные сдвигами осмотического давления, вызываемые другими причинами. Можно предположить, что угнетение деятельности коры головного мозга, наблюдаемое при гипергликемии, вызванной введением в кровь больших количеств глюкозы (2—4 г на 1 кг веса), в значительной степени обусловлено возрастанием осмотического давления в крови.

Опыты показали также, что из испытанных сахаров глюкоза вызывает наиболее выраженное влияние на функции больших полушарий головного мозга. Это согласуется с данными Ф. А. Ибрагимова (1931) и С. С. Бархударяна (1939), изучавших в острых опытах

изменение возбудимости коры головного мозга под влиянием гипогликемии, вызванной девисцерацией, и наблюдавших наибольший восстанавливающий эффект от глюкозы, по сравнению с другими сахарами.

Более глубокое изучение роли глюкозы в деятельности нервной системы даст возможность объяснить и физиологические механизмы ее действия. Одним из таких механизмов является изменение процессов проведения нервного возбуждения в синапсах под влиянием глюкозы. Браун и Фельдберг (Brown a. Feldberg, 1936), Кальсон и Макинтош (Kahl-

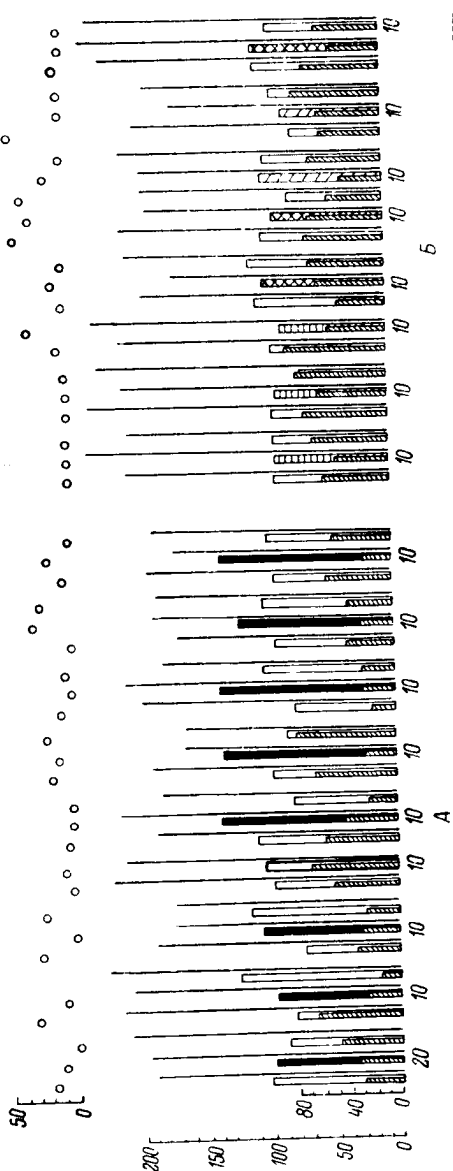


Рис. 3. Изменение условнорефлекторной деятельности у собак Луч под влиянием внутривенных введенных сахаров. А — глюкоза; Б — галактоза, манноза, арабиноза и инвертный сахар. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

son a. MacIntosh, 1939) установили, что прибавление к перфузионной жидкости глюкозы и других сахаров стимулирует синтез ацетилхолина верхним шейным ганглием кошки. К. М. Быков и В. С. Шевелева (1947) отмечают стимулирующее действие глюкозы на освобождение медиаторов в синапсах верхнего шейного симпатического узла. Нам также удалось показать влияние глюкозы на освобождение медиаторов центробежными нервами сердца (Митюшов, 1950, 1952а, 1952б). Можно предположить, что изменение уровня сахара крови может сказываться на проведении нервных импульсов и в высших отделах нервной системы.

Выводы

1. Функции больших полушарий головного мозга собак заметно изменяются при сдвигах уровня сахара крови.

Внутривенное введение 200—400 мг глюкозы на 1 кг веса может оказывать положительное влияние на условнорефлекторную деятельность собак. Оно вызывает возрастание величины положительных условных рефлексов и иногда сокращает их скрытый период. Введение в кровь больших количеств глюкозы (2—4 г на 1 кг веса) резко уменьшает величину положительных условных рефлексов.

2. Колебания уровня сахара крови у собак более заметно влияют на возбудительные процессы, чем на тормозные. Повышение содержания сахара в крови до 600 мг% и снижение его до 40 мг% не оказывало в наших опытах заметного влияния на дифференцировку и процесс угашения положительного условного рефлекса.

3. Глюкоза наиболее заметно действует на функции больших полушарий головного мозга по сравнению с галактозой, маннозой, арабинозой и инвертным сахаром.

4. Введение в кровь собак раствора поваренной соли (400—600 мг в 10—15 мл воды, т. е. 20—30 мг на 1 кг веса) резко угнетает условнорефлекторную деятельность: уменьшается величина положительных условных рефлексов, иногда удлиняется их скрытый период и растормаживается дифференцировка.

5. У собак с сахарным диабетом снижается выносливость больших полушарий головного мозга к изменениям уровня сахара крови.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов В. Г., С. Н. Пышина и Е. Н. Сперанская, Физиол. журн. СССР, т. XXXIV, № 6, 1948а.
 Баранов В. Г., С. Н. Пышина и Е. Н. Сперанская, Физиол. журн. СССР, т. XXXIV, № 6, 1948б.
 Бархударян С. С., Восьмой кавказский съезд физиол., биохим. и фармакол., Автореф. и тез., Баку, 1939.
 Быков К. М. и В. С. Шевелева, Физиол. журн. СССР, т. XXXIII, № 3, 1947.
 Брагимов Ф. А., Второй съезд физиологов Закавказья и Сев. Кавказа. Боржом, 24—29 V 1931.
 Митюшов М. И., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXX, в. 1, 1950.
 Митюшов М. И., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXXIII, в. 4, 1952а.
 Митюшов М. И., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXXIII, в. 6, 1952б.
 Митюшов М. И., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954.
 Митюшов М. И., Пробл. эндокринологии и гормонотерапии, т. I, № 1, 1955.
 Приходькова Е. К. и Н. М. Долгинцева, сб. «Условные рефлексы. Процессы истощения и восстановления высшей нервной деятельности» (Тр. Украинск. психоневрол. инст., т. XVII), Гос. мед. изд. УССР, Киев—Харьков, 1946.
 Brown G. L. and W. Feldberg, Journ. Physiol., v. 88, № 3, 1936.
 Gellhorn E. and H. Minatoya, Journ. Neurophysiol., v. VI, № 3, 1943.
 Kahlson G. and F. C. MacIntosh, Journ. Physiol., v. 96, № 3, 1939.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ГАЗООБМЕН ПРИ ПАТОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
У СОБАК СИЛЬНОГО И СЛАБОГО ТИПОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

В. В. НИКОЛАЕВА

Лаборатория кортико-висцеральной патологии. Заведующий — И. Т. Курцин)

Имеется большой экспериментальный материал, показывающий, что нарушения равновесия между процессом возбуждения и торможения в норме и при патологии высшей нервной деятельности ведут к изменению в работе внутренних органов и тканей (Быков и Курцин, 1951; Курцин, 1954; Усиевич, 1957).

Возможность осуществления влияния коры головного мозга на окислительные процессы в нормальных условиях была показана Р. П. Ольнянкой (1950), А. Д. Слонимом (1938), Л. А. Исаакян (1954), А. Х. Хашимовым (1940), К. М. Смирновым и Ф. В. Спиридоновой (1947) и др. При нарушении испытуемым в гипнозе состояния покоя или работы В. М. Вавиловский и Э. М. Каган (1935), Ю. А. Поворинский (1940) наблюдали соответствующее изменение в поглощении кислорода. В опытах на животных с удаленной корой больших полушарий И. К. Жмакин показал, что газообмен лишается тонкой приспособительной изменчивости (1954).

Целью настоящей работы являлось изучение изменений уровня потребления кислорода при функциональной патологии высшей нервной деятельности у собак различного типа нервной системы.

Методика

Для опытов было использовано 7 собак-самцов, находившихся на постоянном пищевом рационе.

Газообмен определялся в отдельной лабораторной комнате с помощью дыхательной маски. В утренние часы при соблюдении всех условий определения основного обмена у собаки брались 2—3-часовые пробы следующим образом. Перед взятием пробы животное без привязи укладывалось в определенное, всегда постоянное положение. — 10 мин. собака привыкала к дыханию в маске, а затем выдыхаемый ею воздух в течение 10 мин. собирался в мешок Дугласа. Анализ выдохнутого воздуха производился в аппарате Холдена. Рассчитывались потребление кислорода в кубических сантиметрах и вентиляция легких в литрах за минуту, а также определялся дыхательный коэффициент.

Изучение газообмена у собак производилось в положении лежа (основной обмен). стоя и в камере для условных рефлексов до и после опыта, также в положении лежа.

Условные рефлексы изучались в звуконепроницаемой камере по пищевой методике. У трех собак были выработаны экстероцептивные и интероцептивные, а у остальных собак только экстероцептивные положительные и тормозные условные рефлексы. У каждой собаки в стереотипе имелся сильный (звонок 71 дб) и слабый (свет электрической лампы 40 в) положительные условные раздражители. В качестве экстероцептивного тормозного раздражителя у всех собак применялся метроном 60 ударов в минуту (M_{60}), дифференцировочный к положительному метроному 120 ударов в минуту (M_{120}). Для тех собак, у которых вырабатывались интероцептивные условные

рефлексы, положительным условным раздражителем являлось раздувание тонкой кишки, выведенной по Тири—Велла, или прямой кишки баллоном емкостью в 20–30 см³ с ритмом 12 раз в минуту. Дифференцировкой к нему был ритм раздувания 6 раз в минуту. Период изолированного действия условных раздражителей равнялся 20 сек. Период совпадения условного раздражителя с безусловным составлял 10 сек. Опыты ставились во второй половине дня через день.

Для определения типологических особенностей подопытных животных были проведены следующие функциональные пробы: определение предельной дозы кофеина, применение сверхсильного раздражителя, удлинение дифференцировки до 5 мин., замена всех раздражителей системы сильным раздражителем (звонок) и слабым (свежеэлектрической лампы), выработка запаздывающего условного рефлекса, применение положительного условного раздражителя М₁₂₀ без интервала вслед за тормозным. При оценке типа высшей нервной деятельности собак также учитывалась скорость образования положительных условных рефлексов и дифференцировки, прочность условных рефлексов и общее поведение. Кроме того, у всех собак сильного типа с целью получения экспериментального невроза производился дополнительно ряд воздействий, направленных на перенапряжение основных нервных процессов и подвижности.

На основании вышесказанного мы отнесли собак Тика, Белый, Рыжик и Шари к сильному уравновешенному типу. Подвижность нервных процессов у первых трех животных хорошая, у последнего — недостаточная. Собаки Ократ, Шалун и Дже оказались слабого типа с недостаточной уравновешенностью и подвижностью нервных процессов.

Полученные результаты

Колебания основного обмена в наших условиях проведения опытов у собак различного типа нервной системы составляли 10%, и только у одной собаки сильного типа эти колебания в поглощении кислорода в отдельные периоды доходили до 15%. Такого постоянства обмен достигал не сразу.

В первых опытах по определению газообмена у собак как сильного так и слабого типа нервной системы наблюдались более высокие цифры поглощения кислорода. В последующих опытах имело место снижение окислительных процессов до определенной нормы. Если у животных сильного типа это приспособление окислительных процессов к данным условиям осуществилось за 10–12 опытов, то для животных слабого типа потребовалось 25–30 опытов.

Потребление кислорода в положении стоя, а также после опытов по методу пищевых условных рефлексов всегда было на 40–50% больше по сравнению с цифрами основного обмена.

После установления в норме величины обменных процессов и уровня условных рефлексов у каждой собаки мы приступали к нарушению высшей нервной деятельности.

У собак слабого типа нервной системы отклонение от нормы в деятельности коры больших полушарий мозга удалось легко получить путем применения в течение 10 опытных дней сверхсильного раздражителя — трещотки — с одновременным выключением света в камере.

Из рисунков (рис. 1 и 2) видно, что после применения сверхсильного раздражителя (рис. 1, В и рис. 2, В) условные рефлексы у обеих собак резко снизились. При этом наблюдались различные гипнотические фазы: собаки неохотно шли на опыт, отказывались от пищи не только в камере, но и в экспериментальной комнате. Этому периоду соответствовало повышение потребления кислорода.

Восстановление условнорефлекторной деятельности у собак происходило очень медленно. Так как у собаки Шалун имели место систематические отказы от еды, то нам на время пришлось изменить постановку опытов. В течение 9 опытных дней (рис. 1, Г) приходилось входить вместе

с собакой в камеру и насильно всыпать ей в рот из кормушек мясо-сахарный порошок, предназначавшийся для опыта. В результате этого у собаки, по-видимому, стала разрушаться отрицательная условнорефлекторная связь на обстановку, в которой вызывался экспериментальный невроз, и она начала брать пищу в камере. Условные рефлексы постепенно стали восстанавливаться.

После того как высшая нервная деятельность у обеих собак восстановилась до нормы, снизилось и пришло к исходному уровню потребление кислорода.

Прекращение опытов с условными рефлексами у собаки Шалун на 2 мес., а у собаки Ократ на 6 мес. (рис. 1, Д и 2, Д) в период, когда восстановление условных рефлексов было недостаточно прочным, привело к новому нарушению высшей нервной деятельности собак. При этом следует отметить, что перерывы в работе с животными до применения трещотки не сопровождались нарушениями условных рефлексов.

Понижению функционального состояния корковых клеток на этот раз соответствовало выраженное в еще большей степени повышение поглощения кислорода. И так же, как и в первом случае, с восстановлением величин условных рефлексов до нормы уровень окислительных процессов снизился.

Подметив определенную зависимость между функциональным состоянием коры больших полушарий и уровнем потребления кислорода, мы еще дважды вызывали у собаки Шалуна отклонение высшей нервной деятельности от нормы. В первом случае мы этого достигли в результате применения кофеина в дозе, вызывающей запредельное торможение (рис. 1, Е). Нормальный уровень условных рефлексов был восстановлен при этом тем же способом, что и после применения трещотки. Последнее, четвертое, нарушение деятельности коры больших полушарий мозга (рис. 1, З) было вызвано, как и во втором случае, прекращением опытов

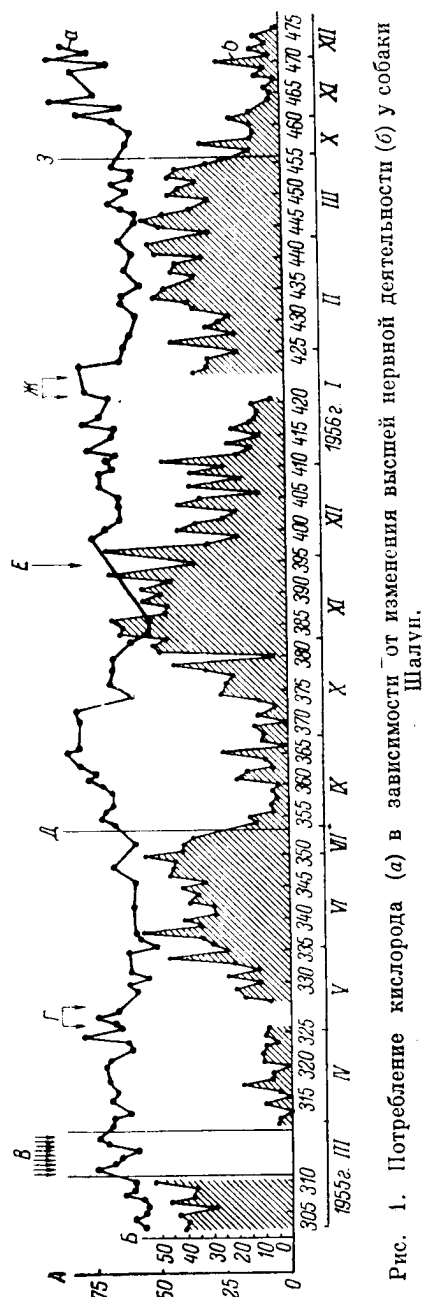


Рис. 1. Потребление кислорода (а) в зависимости от изменения высшей нервной деятельности (б) у собаки Шалун.

По оси абсцисс — номера и даты опытов; по оси ординат — потребление кислорода в см³ за 1 мин. (А) и условнорефлекторное сиюмоотделение (в дел. шк.) (Б). В — применение сверхкислородного раздражителя; Г — изменение постановки опыта; Д — период отдыха; Е — применение кофеина; Ж — нормализация высшей нервной деятельности; З — период отъезда.

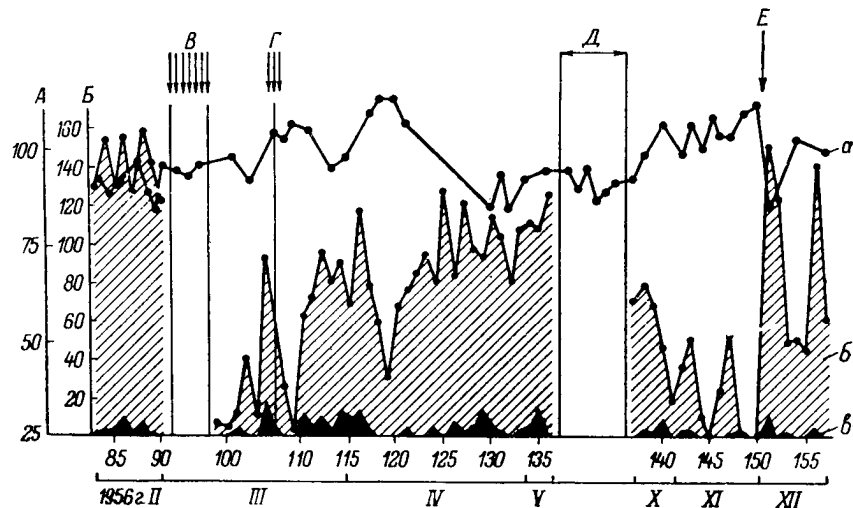


Рис. 2. Потребление кислорода (а) в зависимости от изменения слюноотделительных положительных (б) и отрицательных (в) условных рефлексов у собаки Ократ.

Обозначения те же, что на рис. 1.

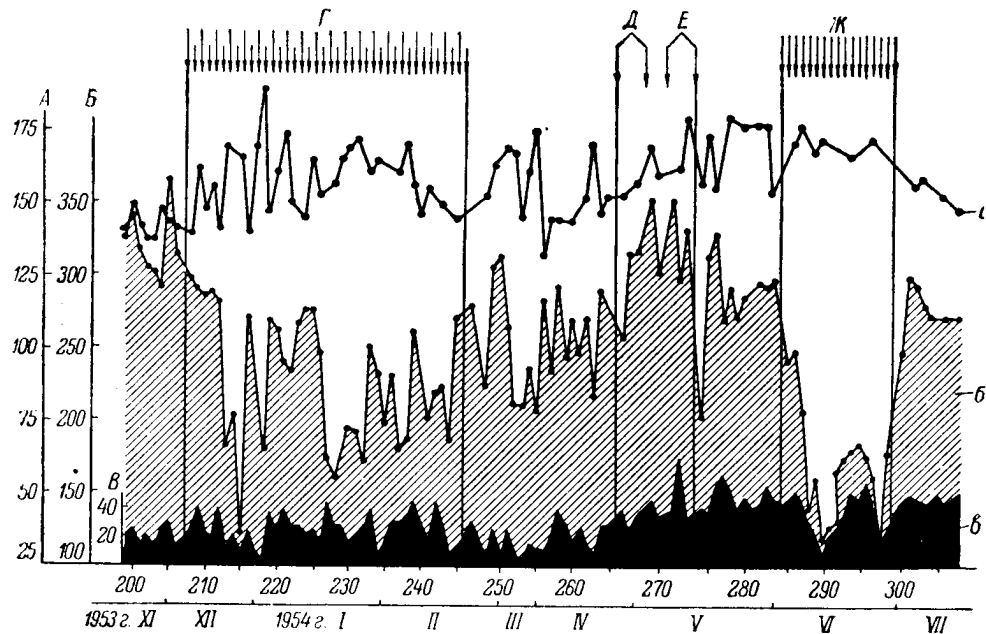


Рис. 3. Потребление кислорода (а) в зависимости от изменения высшей нервной деятельности (б, в) у собаки Рыжик.

Г — попеременное удлинение изолированного действия положительного условного раздражителя (звонок), повторяющегося в стереотипе дважды, и двух тормозных условных раздражителей с 20 сек. до 3 мин.; Д и Е — столкновения безусловного оборонительного и пищевого рефлексов; Ж — период экстренного уменьшения порции мясо-сахарного порошка, применяемого для подкрепления действия условных раздражителей с 40 до 2 г. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

с условными рефлексам на фоне недостаточно прочного восстановления высшей нервной деятельности. В обоих этих случаях проявилось то же взаимоотношение между уровнем поглощения кислорода и функциональным состоянием коры больших полушарий. На третьей собаке слабого типа были получены подобные же данные.

Таким образом, у всех собак слабого типа нервной системы многократно повторилась одна и та же закономерность — при снижении функционального состояния коры больших полушарий общее потребление кислорода организмом возрастало.

Это же отношение между уровнем поглощения кислорода и состоянием коры головного мозга наблюдалось и у собак сильного типа нервной системы. Отличительной особенностью этих собак было то, что вызвать у них отклонение высшей нервной деятельности от нормы оказалось очень трудно. Применявшиеся различные функциональные воздействия, такие, как сшибки тормозных и положительных экстеро- и интероцептивных условных рефлексов, экстренное уменьшение порции мясо-сухарного порошка, применяемого для подкрепления условных раздражителей, столкновение оборонительного и пищевого безусловных рефлексов, осуществляемое путем пропускания электрического тока напряжением в 8 в через тело собаки во время еды мяса или молока, сверхсильные раздражители и прочее вызывали изменения в высшей нервной деятельности лишь в период воздействия травмирующих агентов и в течение нескольких дней последствия.

Только в эти моменты и можно было уловить проявление подмеченной закономерности взаимоотношения уровня поглощения кислорода организмом и функционального состояния коры мозга (рис. 3).

При снижении функционального состояния коры больших полушарий мозга повышение потребления кислорода наблюдалось у собаки не только в лежачем положении в условиях определения основного обмена, но также и в положении стоя, и в камере для условных рефлексов.

В опытах на семи собаках разного типа нервной системы никогда не наблюдалось, чтобы функциональное отклонение высшей нервной деятельности от нормы проявлялось в виде увеличения условных рефлексов. Поглощение кислорода во всех случаях при снижении условных рефлексов всегда изменялось только в сторону усиления. Это увеличение потребления кислорода не превышало 25—30%, и только у одной собаки слабого типа с сильно выраженным пассивно-оборонительным рефлексом оно достигало 53% (см. таблицу).

Сопоставление средних величин потребления кислорода у собак в норме и при экспериментальной патологии высшей нервной деятельности.

Иличка собаки	Потребление кислорода за 1 мин. (в см ³)	
	при нормальном состоянии высшей нервной деятельности	при экспериментальной патологии высшей нервной деятельности
Тика . . .	90.6 ± 1.5	111.5 ± 2.0 *
Белый . . .	90.1 ± 0.8	112.0 ± 2.9 *
Рыжик . . .	142.0 ± 0.5	169.8 ± 2.8 *
Шарик . . .	107.0 ± 1.4	124.0 ± 4.9 **
Джек . . .	86.5 ± 1	96.4 ± 1.3 *
Ократ . . .	91.0 ± 1.6	107.5 ± 1.4 *
		105.0 ± 1.5 *
Шалун . . .	58.4 ± 1	68.4 ± 1.3 *
		74.3 ± 1.6 *
		77.9 ± 2.5 *
		70.3 ± 5.9 ***

* $P < 0.0001$.

** $0.01 > P > 0.001$.

*** $0.02 > P > 0.01$.

Из таблицы видно, что средние величины потребления кислорода у собак в норме и при экспериментальной патологии высшей нервной деятельности статистически достоверно различаются между собой.¹

Вывод

1. При функциональной патологии высшей нервной деятельности окислительные процессы в организме изменяются.

У собак сильного и слабого типа нервной деятельности при снижении уровня положительных слюноотделительных условных рефлексов потребление кислорода увеличивается.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков К. М. и И. Т. Курцин, Клинич. медиц., т. XXIX, № 9, 1951.
 Василевский В. М. и Э. М. Каган, Физиол. журн. СССР, т. XIX, в. 1, 1935.
 Жмакин И. К. Влияние удаления коры больших полушарий головного мозга на газовый обмен у собак. Автореф. дисс. М., 1954.
 Курцин И. Т., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954.
 Исаакян Л. А., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XI, № 7, 1954.
 Ольшанская Р. П. Кора головного мозга и газообмен. Изд. АМН СССР, М., 1950.
 Поворинский Ю. А., Сб. невропсихиатр. работ, посвящ. юбилею Р. Я. Голант, «XXX», Л., 1940.
 Слоним А. Д., Физиол. журн. СССР, т. XXV, в. 6, 1938.
 Смирнов К. М. и Ф. В. Спиридонова, Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXIV, в. 6, 1947.
 Усевич М. А., Журн. выпш. нервн. деят., т. VII, в. 2, 1957.
 Хашимов А. Х. Влияние коры больших полушарий на теплорегуляцию. Гостехиздат УзССР, Ташкент, 1940.

¹ Статистическая обработка материала произведена по формуле Стьюдента—Фишера, приведенной в книге К. А. Браунли.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**К НЕКОТОРЫМ ИТОГАМ ИССЛЕДОВАНИЙ СОСУДИСТЫХ
УСЛОВНЫХ И БЕЗУСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ**

А. А. РОГОВ

(Лаборатория физиологии пищеварения. Заведующий — А. В. Соловьев)

В наших предыдущих работах (1929, 1948, 1951) было показано, что во всех случаях изменения функционального состояния коры больших полушарий наблюдается изменение свойств как условных, так и безусловных сосудистых рефлексов.

При возникновении в коре больших полушарий процесса торможения сосудистые рефлексы становятся инертными и незначительными по величине — они приобретают стереотипный характер. Такие рефлексы нами были названы примитивными рефлексам.

Примитивные сосудистые рефлексы возникали:

- 1) в результате чрезвычайного понижения возбудимости коры больших полушарий у больных алиментарной дистрофией, когда выработка условных рефлексов была невозможной;
- 2) в результате изменения функционального состояния коры больших полушарий после напряженной умственной и мышечной работы;
- 3) в результате возникновения в коре больших полушарий процесса внутреннего торможения при выработке дифференцировки.

Подобные же примитивные сосудистые рефлексы нами наблюдались у больных с органическими поражениями центральной нервной системы: у больных сирингомиелией, у больных с гемиплегией на пораженной конечности, лишенной болевой и температурной чувствительности.

Следовательно, примитивные сосудистые рефлексы возникали в результате изменения функционального состояния коры больших полушарий, а также и при разобщении коры больших полушарий от стволовой части центральной нервной системы в результате болезненного процесса.

Ряд наших работ был посвящен изучению торможения сосудистых условных и безусловных рефлексов.

В первых наших исследованиях изучался процесс торможения сосудистых условных и безусловных рефлексов во время медикаментозного сна и гипнотического состояния. Обследованию подвергались больные, находившиеся на излечении в клинике неврозов. Работа проводилась совместно с Т. Т. Горлановой, М. В. Пропп, Л. Г. Первовым и Я. Л. Шрайбером. У всех больных производилось изучение «фоновой» (нулевой) глетизмограммы. Затем исследовались свойства безусловных сосудистых рефлексов и вырабатывалась система сосудистых условных рефлексов. В качестве холодового безусловного раздражителя применялась вода

6—8°. Условными раздражителями были взяты: звонок, метроном 120 ударов в 1 мин. (M_{120}) и метроном 60 ударов в 1 мин. (M_{60}). Изучение изменений условных и безусловных сосудистых рефлексов при лечении медикаментозным сном проводилось у больных, имевших органические поражения центральной нервной системы: травмы головного мозга, рас

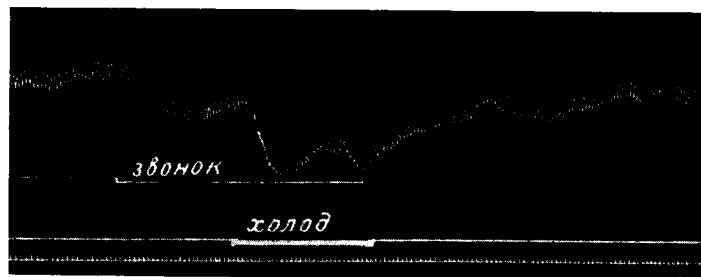


Рис. 1. Сосудистый условный рефлекс на звонок+холод до применения снотворных у больного М—ва. Диагноз: синдром фантомных болей. Обследование 5, 5 IV 1951.

Сверху вниз: плетизмограмма; отметка условных раздражителей; отметка безусловных раздражителей; отметка времени (1 сек.).

сеянный склероз и др. В качестве снотворных применялись: люминал — 0.1, амиталнатрий — 0.3, по три раза в день, и др. До применения снотворных у больных изучались безусловные рефлексы и производилась выработка условных рефлексов (рис. 1).

Исследования показали, что прием снотворных вызывает возникновение процесса торможения, который постепенно иррадирует по всей

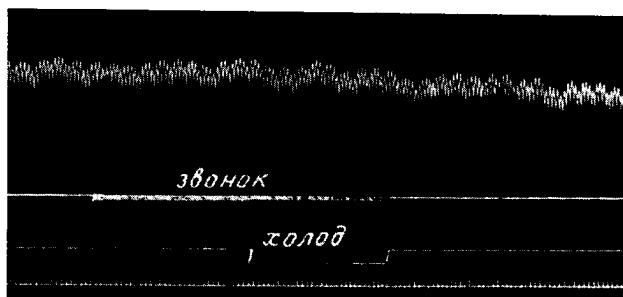


Рис. 2. Торможение условных и безусловных рефлексов на звонок+холод у больного М—ва. 9-й день лечения сном. Обследование 12, 15 IV 1951.

Обозначения те же, что на рис. 1.

коре больших полушарий. Так, на третий день приема снотворных у больного М—ва наблюдалось торможение условных рефлексов при действии условного раздражителя и значительное уменьшение по величине безусловного рефлекса. На четвертый день приема снотворных условные рефлексы были полностью заторможены, безусловные рефлексы стали незначительными по величине и инертными по своему развитию, т. е. примитивными.

Дальнейшее распространение торможения с коры больших полушарий на высшие подкорковые нервные центры вызвало торможение и безусловных сосудистых рефлексов. Так, на 9-й день лечения сном у больного М—ва условный рефлекс на звонок был полностью заторможен, а безусловный рефлекс на холод был чрезвычайно слабо выражен и инертен по своему развитию (рис. 2). Это можно объяснить ослаблением деятельности подкорковых нервных центров.

По окончании приема снотворных вначале восстанавливаются безусловные, а затем условные рефлексы. При этом восстанавливающиеся безусловные рефлексы вначале носят характер примитивных рефлексов.

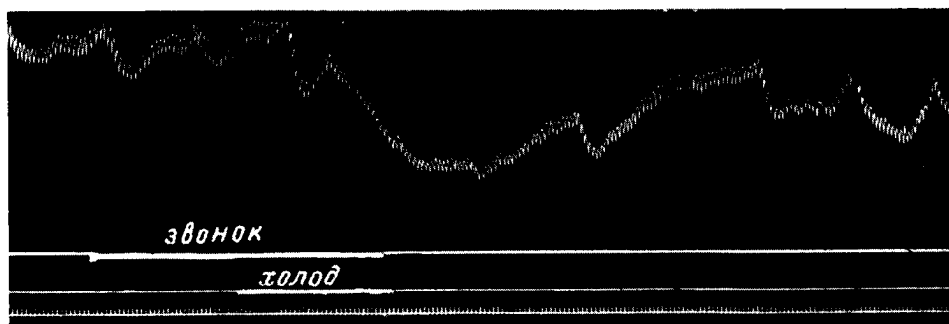


Рис. 3. Сосудистый условный рефлекс на звонок+холод на 4-й день приема пахикарпина у больного И—кого. Обследование 9, 26 V 1951.

Обозначения те же, что на рис. 1.

У некоторых больных в первые дни приема снотворных можно было наблюдать значительное увеличение безусловных сосудистых рефлексов, что можно объяснить усилением деятельности подкорковых нервных центров. Подобное явление значительного увеличения безусловных сосудистых рефлексов на фоне тормозного состояния коры больших полушарий было получено при лечении пахикарпином больных с мышечными атрофиями в совместной работе с Н. А. Крышовой.

Пахикарпин подобно снотворным вызывает возникновение в коре больших полушарий торможения. У больных в первые дни после приема пахикарпина наблюдалось торможение условных рефлексов и значительное увеличение безусловных рефлексов по сравнению с нормой (рис. 3).

Следовательно, возникновение торможения в коре больших полушарий вызывает изменение функционального состояния подкорковых нервных центров. При этом в деятельности высших подкорковых нервных центров наблюдаются две фазы. В первой фазе происходит усиление деятельности подкорковых нервных центров, во второй — ослабление деятельности подкорки, при этом нервные процессы становятся инертными и малоподвижными.

Эти же исследования дали нам возможность наблюдать еще одно интересное явление.

У практически здорового человека фоновая плетизмограмма в отсутствие раздражителей имеет только два рода колебаний — пульсовые и дыхательные волны. У больных с изменениями функционального состояния коры больших полушарий в сторону преобладания процесса возбуждения фоновая плетизмограмма характеризовалась волнообраз-

ными колебаниями, которые сохранялись при действии как условных, так и безусловных раздражителей (рис. 4). На восьмой день лечения сном у больного С—ва наблюдалось торможение условных и безусловных сосудистых рефлексов и полное исчезновение волнообразных колебаний плетизмограммы (рис. 5). По окончании лечения сном произошло восста-

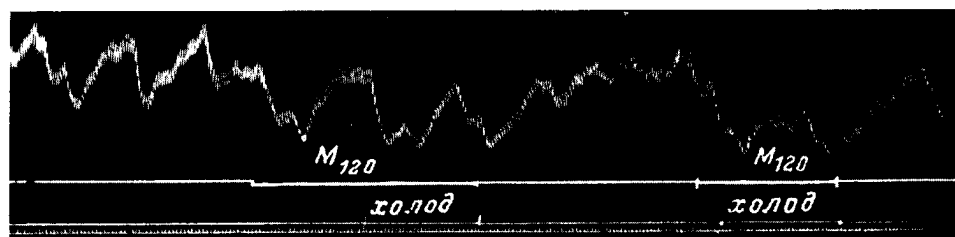


Рис. 4. Волнообразные колебания плетизмограммы до лечения сном у больного С—ва. Диагноз: астроцитомы правого полушария. Обследование 6, 21 XI 1951.

Обозначения те же, что на рис. 1.

новление условных и безусловных рефлексов и новое возникновение волнообразных колебаний плетизмограммы (рис. 6).

Если при лечении сном и пахикарпином фазовые изменения сосудистых условных и безусловных рефлексов происходили в течение нескольких дней, то во время гипнотических сеансов подобные изменения можно

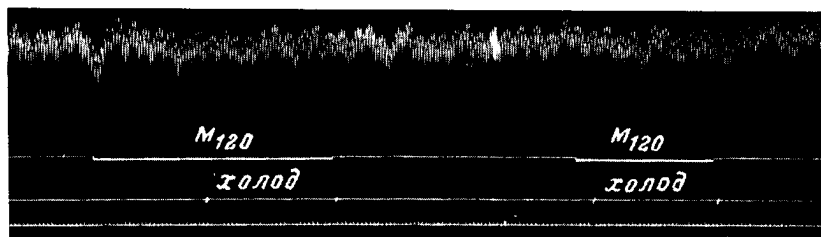


Рис. 5. Исчезновение волнообразных колебаний плетизмограммы и торможение условных и безусловных рефлексов во время лечения сном у больного С—ва. Обследование 12, 1 XII 1951.

Обозначения те же, что на рис. 1.

было наблюдать в течение одного сеанса, по мере углубления гипнотического состояния обследуемого.

При изучении изменений сосудистых условных и безусловных рефлексов во время гипнотических сеансов обследованию подвергались больные неврастениями и больные истерией. Прежде чем подвергать больных гипнотическим сеансам, у них исследовалась высшая нервная деятельность.

Эти исследования дали возможность установить следующее.

1. У больных неврастениями высшая нервная деятельность характеризуется необыкновенной подвижностью раздражительного процесса и быстрой его истощаемостью, с переходом корковых клеток в тормозное состояние. Образование условных рефлексов происходит сравнительно

быстро, но образовавшиеся условные рефлексы не бывают устойчивы. Условные сосудистые реакции значительны по величине, но часто еще во время действия раздражителей они тормозятся, и плетизмограмма возвращается к исходному состоянию еще до окончания действия раздражителей.

2. У больных истерией высшая нервная деятельность характеризуется слабостью как возбудительного, так и тормозного процессов, преобладанием в коре головного мозга процесса торможения и инертностью подкорковой деятельности. Безусловные сосудистые реакции у больных истерией инертны и незначительны по величине. Условные рефлексы

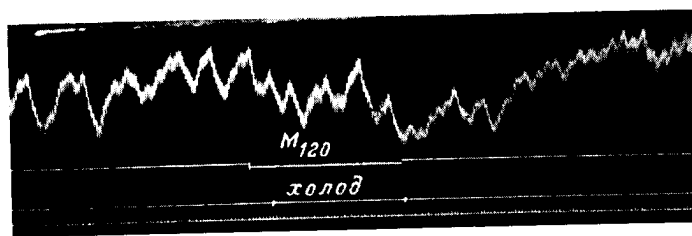


Рис. 6. Восстановление волнообразных колебаний после окончания приема снотворных у больного С—ва. Обследование 18, 15 XII 1951.

Обозначения те же, что на рис. 1.

вырабатываются с трудом, незначительны по величине, чрезвычайно неустойчивы и часто подвергаются торможению. Действие сильных раздражителей вызывает возникновение запредельного торможения.

После того как у больных была получена система достаточно выраженных сосудистых условных рефлексов, обследуемые подвергались гипнотическому внушению.

Обследование больных неврастениями показало, что в зависимости от глубины гипнотического состояния наблюдаются фазовые изменения сосудистых условных и безусловных рефлексов.

В переходном состоянии от бодрствования ко сну, когда у обследуемых имелось только легкое сонное состояние, на плетизмограмме появлялись волнообразные колебания 3-го порядка.

Возникновение волнообразных колебаний объемного пульса можно объяснить изменением состояния относительной уравновешенности процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга в связи с тем, что возникающий процесс торможения начинает преобладать над процессом возбуждения.

По мере дальнейшего углубления гипнотического состояния сосудистые условные рефлексы начинают затормаживаться, что выражается в значительном уменьшении величины сосудосуживающей реакции на действие условного раздражителя; величина безусловных сосудистых реакций при этом не изменялась. Далее, при углублении гипнотического состояния происходит полное торможение сосудистых условных рефлексов и уменьшение величины безусловных сосудистых реакций, которые при этом приобретают примитивный характер.

Торможение условных рефлексов и изменение безусловных сосудистых реакций может говорить о том, что по мере углубления гипнотического состояния возникает разлитое торможение, которое охватывает

всю кору головного мозга, за исключением так называемых сторожевых пунктов.

У больных истерией в начальных стадиях гипнотического состояния наблюдалось значительное уменьшение величины условных рефлексов или даже полное их торможение. Безусловные сосудистые реакции при этом носили примитивный характер.

Следовательно, при имеющейся у больных слабости и уже в известной степени заторможенности коры головного мозга распространение процесса торможения при развитии гипнотического состояния происходит значительно быстрее, чем у больных неврастениями. В данных стадиях гипнотического состояния можно было наблюдать возникновение значительных парадоксальных реакций на действие как условных, так и безусловных раздражителей.

При дальнейшем углублении гипнотического состояния у больных истерией происходит торможение условных и безусловных сосудистых рефлексов.

В одной из последних работ нами совместно с Т. Т. Горлановой на практически здоровых обследуемых были получены изменения сосудистых условных и безусловных рефлексов после приема пищи, подобные тем, которые наблюдаются при сонном торможении. Было показано, что изменения сосудистых условных рефлексов после приема пищи имели некоторые особенности в зависимости от группы обследуемых.

У первой группы обследуемых после приема пищи наблюдались три фазы изменений сосудистых рефлексов: в первую фазу происходило увеличение сосудистых рефлексов; во вторую фазу торможение условных рефлексов и переход безусловных рефлексов в примитивные; в третью фазу — восстановление условных и безусловных рефлексов до нормальной величины.

У второй группы обследуемых после приема пищи наблюдались две фазы изменений сосудистых рефлексов: в первую фазу происходило торможение условных рефлексов и переход безусловных рефлексов в примитивные; во вторую фазу происходило восстановление условных и безусловных рефлексов до их нормальной величины.

Дальнейшие наши исследования были посвящены исследованию процесса внутреннего торможения при образовании следовых сосудистых условных рефлексов в совместном исследовании с Е. И. Розовой и Т. Т. Горлановой.

В данной работе была поставлена задача исследования особенностей образования следовых сосудистых условных рефлексов у человека.

Выработка следовых сосудистых условных рефлексов производилась по следующему стереотипу: 30 сек. звонок—1 мин. пауза—холод в течение 30 сек.

В первых сочетаниях наблюдалось отсутствие сосудистой реакции на действие звонка и отчетливо выраженные безусловные рефлексы на действие холода. В следующих сочетаниях (4—5) возникала сосудосуживающая реакция на действие звонка и появлялась отчетливо выраженная следовая сосудосуживающая реакция во время паузы.

Следовательно, следовые сосудистые условные рефлексы впервые возникали на 4—5-м сочетании. Образовавшиеся следовые условные рефлексы отличались значительными колебаниями в своей величине и возникали в различные периоды паузы.

По мере выработки следового сосудистого условного рефлекса наблюдалось возникновение отчетливо выраженных волнообразных колебаний

объемного пульса. После 27—30 сочетаний происходило постепенное уменьшение, а затем и полное исчезновение сосудистой реакции на действие звонка, в то время как следовые сосудистые рефлексы и сосудосуживающие реакции на действие холода были отчетливо выражены.

В процессе укрепления следовых сосудистых рефлексов наблюдалось торможение безусловных сосудистых рефлексов, что можно объяснить распространением торможения с коры головного мозга на высшие подкорковые сосудодвигательные центры. В дальнейших опытах безусловные рефлексы постепенно восстанавливались.

Этот период закрепления следовых условных рефлексов был довольно длительным. Так, у большинства обследуемых стойкие следовые сосудистые условные рефлексы вырабатывались только после 240 сочетаний.

Нами также была проведена работа по переделке наличных сосудистых условных рефлексов в следовые, при этом было показано, что при данном способе следовые сосудистые рефлексы образуются медленнее, чем при прямой выработке следовых рефлексов.

В процессе переделки наличных сосудистых условных рефлексов следовые наблюдается возникновение гипнотических фаз и сонного торможения.

Делая общее заключение к данной части работы, можно высказать следующие основные положения.

При сонном торможении вначале наблюдается торможение условных сосудистых рефлексов и переход безусловных сосудистых рефлексов к примитивным. Дальнейшее распространение торможения с коры больших полушарий на высшие подкорковые нервные центры ведет к торможению и безусловного сосудистого рефлекса.

Одной из основных причин возникновения волнообразных колебаний плетизмограммы является смена процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий.

Изменения условных и безусловных сосудистых рефлексов как при сонном, так и при внутреннем торможении идут в одном и том же направлении.

Из других работ, выполненных в Лаборатории за данный период, необходимо остановиться на работе А. В. Соловьева и Е. И. Розовой и работе В. В. Орлова. А. В. Соловьев и Е. И. Розова показали, что у больных гипертонической болезнью ход выработки следовых сосудистых условных рефлексов на первой стадии был такой же, как и у практически здоровых людей.

По мере увеличения количества сочетаний условного раздражителя с безусловным реакция на условный раздражитель не только не уменьшалась, как это наблюдалось у практически здоровых лиц, но значительно увеличивалась. Начинаясь во время действия условного раздражителя, она продолжалась во время всей паузы и заканчивалась после прекращения действия холода. Одновременно на плетизмограмме возникали волнообразные колебания. В дальнейшем во время действия условного раздражителя наблюдалась очень длительная сосудосуживающая реакция, которая сохранялась даже после 300—400 сочетаний.

Угасание полученного условного сосудосуживающего рефлекса у больных гипертонической болезнью происходило с трудом. Если у практически здоровых людей угасание следового сосудистого условного рефлекса происходило после 12 применений условного раздражителя, то у больных гипертонической болезнью для этого необходимо было делать 30—40 применений M_{120} .

В. В. Орлов усовершенствовал методику регистрации сосудистых рефлексов в хронических опытах на собаках. Водно-воздушный плетизмограф для задней конечности, предложенный А. Т. Пшеником (1952) был переделан для записи плетизмограммы в положении собаки лежа, что значительно облегчило приучение животных к условиям опыта и свело к минимуму влияние мышечных движений на характер плетизмограммы. Кроме того, им сконструирована представляющая большое удобство при исследовании сосудистых рефлексов модель электрического плетизмографа с полупроводниковым тензотомом, позволяющая вести регистрацию на шлейфовом осциллографе без специального усилителя

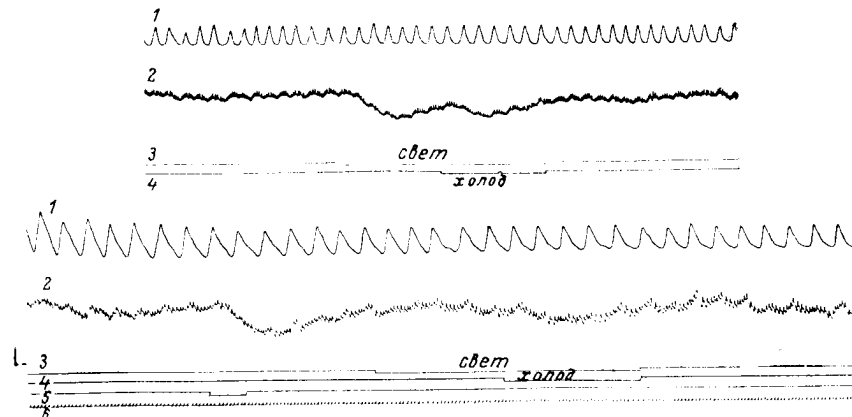


Рис. 7. Торможение условного сосудистого рефлекса у собаки при прямом раздражении коры головного мозга электрическим током. Исследование от 27 III 1953.

1 — дыхание; 2 — плетизмограмма; 3 — отметка условного раздражителя; 4 — отметка безусловного раздражителя; 5 — отметка электрического раздражения; 6 — отметка времени (в сек.).

Исследуя сосудистые безусловные рефлексы, В. В. Орлов показал, что они являются составной частью сложных безусловных рефлексов. Особенно подробно изучалось действие температурных раздражений кожи. Было показано, что в зависимости от температуры и площади раздражения термические раздражители могут вызывать сосудистые рефлексы различного биологического значения. Так, например, слабые температурные раздражения небольшого участка кожи вызывают ориентировочный рефлекс, а сильные — оборонительный.

В части работы, посвященной выяснению механизмов влияния коры больших полушарий на периферические сосуды, применялись одновременно метод сосудистых условных рефлексов и метод прямого раздражения отдельных участков коры больших полушарий электрическим током. Исследования проводились на собаках с хронически вживленными электродами.

При электрическом раздражении различных участков коры головного мозга в хронических опытах В. В. Орловым было получено как сужение, так и расширение периферических сосудов. В отдельных случаях раздражение вызывало периодические волны плетизмограммы. Характер ответной реакции в большой степени зависел от локализации электродов. Наиболее стойкие и разнообразные сосудистые изменения наблюдались при раздражении моторной зоны коры мозга. Раздражение участков

теменной доли, напротив, сопровождалось лишь кратковременной сосудосуживающей реакцией, исчезающей при повторных раздражениях одного и того же участка. Эта реакция по своим свойствам напоминала сосудистый компонент ориентировочного рефлекса на внешние раздражения.

Под влиянием прямого раздражения коры головного мозга электрическим током изменялись ранее выработанные сосудистые условные рефлексы на световые и звуковые раздражители.

В подавляющем большинстве случаев наблюдалось уменьшение положительных условных рефлексов (рис. 7) и растормаживание дифференцировки и угасательного торможения. При электрическом раздражении участков моторной зоны наблюдались фазовые изменения сосудистых рефлексов, при этом изменялись не только условные, но и безусловные сосудистые рефлексы. Раздражение участков теменной доли было менее эффективным и выражалось лишь в торможении условных рефлексов при первых применениях электрического раздражителя.

Электрическое раздражение коры головного мозга было использовано в качестве не только условного, но и безусловного раздражителя для выработки сосудистых условных рефлексов. Сочетая индифферентный звуковой раздражитель с прямым раздражением участков моторной зоны, удалось образовать сосудистые условные рефлексы, которые по своим свойствам были подобны реакциям, наблюдавшимся при электрическом раздражении соответствующих пунктов коры больших полушарий. Во второй группе опытов были образованы сосудистые условные рефлексы на индифферентные по отношению к сосудам электрические раздражения участков теменной доли путем подкрепления их холодовым раздражением кожи. Наконец, у одной собаки был образован условный сосудоуспокаивающий рефлекс путем сочетания индифферентного раздражения участка теменной доли с прямым раздражением участка двигательной зоны, вызывавшем расширение периферических сосудов. Все эти рефлексы по основным своим свойствам не отличались от условных рефлексов на адекватные внешние раздражения.

Следовательно, В. В. Орловым было показано, что различные участки коры мозга оказывают неодинаковое влияние на периферические сосуды и что любой участок коры больших полушарий при известных условиях может стать центром сосудистого условного рефлекса. Таким образом, топография активных по отношению к сосудам участков коры головного мозга не является строго фиксированной.

Все вышеприведенные работы, посвященные исследованию высшей нервной деятельности человека и животных как в норме, так и при патологических состояниях организма, убедительно показывают, что методика сосудистых условных рефлексов объективно отражает процессы, протекающие в больших полушариях головного мозга.

ЛИТЕРАТУРА

- Пшоник А. Т. Кора головного мозга и рецепторная функция организма. Изд. «Советская наука», М., 1952.
 Рогов А. А., Русск. физиол. журн., т. XII, в. 6, 1929.
 Рогов А. А. Исследование сосудистых условных рефлексов человека. Тез. к дисс., Л., 1948.
 Рогов А. А. О сосудистых условных и безусловных рефлексах человека. Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**РОЛЬ ВЫСШИХ ОТДЕЛОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ,
-ВОЗРАСТНОГО ФАКТОРА И ПОЛОВЫХ ГОРМОНОВ
В ПАТОГЕНЕЗЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО (АЛЛОКСАНОВОГО)
ДИАБЕТА**

И. М. СОКОЛОВЕРОВА

(Лаборатория возрастной физиологии и патологии человека, заведующий — В. Г. Баранов, и Кафедра патологической физиологии Чкаловского медицинского института, заведующая — И. М. Соколоверова)

Сахарный диабет представляет собой одно из наиболее часто встречающихся эндокринных заболеваний у человека. Однако отдельные стороны этиологии и патогенеза его не могут считаться полностью выявленными и требуют дальнейшего изучения. В частности, большой интерес представляет вопрос, касающийся роли возрастного фактора в патогенезе диабета. Из клинических данных достаточно хорошо известна относительная редкость сахарного диабета и тяжелое протекание его в детском и юношеском возрасте. С возрастом заболеваемость диабетом нарастает и, по данным В. Г. Баранова, основанным на разработке материала клиник и больниц г. Ленинграда, особенно часто встречается у людей в возрасте 40—59 лет.

Среди различных факторов, которые могут иметь значение в особенностях возрастной реактивности организма и, в частности, в особенностях развития и течения диабета у людей разного возраста, важную роль играют высшие отделы центральной нервной системы и гормоны половых желез.

Из имеющихся методов получения экспериментального диабета наибольшими преимуществами обладает аллоксановый диабет. Этой экспериментальной моделью сахарного диабета мы и воспользовались в целях изучения основных закономерностей возникновения и течения диабета у животных различных возрастных групп с акцентированием в этом вопросе роли центральной нервной системы и гормонов половых желез.

Методика

Опыты проводились на крысах (самках и самцах) 3 различных возрастных групп. К 1-й группе были отнесены животные в возрасте от 3 дней до 2 мес., ко 2-й группе — в возрасте 3—6 мес., а к 3-й группе — старше 1 года.

Крысы содержались в специальных клетках, с помощью которых можно учитывать количество выделяемой мочи за сутки. Животные 1 раз в 2—3 дня взвешивались, один раз в 5—7 дней у них определялось содержание сахара в крови методом Хагедорна—Пенсена. Аллоксан вводился подкожно в 5%-м свежеприготовленном водном растворе соответственно возрасту в дозах 200—500 мг на 1 кг веса тела по выработанной нами схеме. С момента появления сахара в моче определялось его количество.

дельный вес мочи, проводились качественные реакции на белок и ацетон. У самок исследовался эстральный цикл.

У части животных, подвергавшихся действию сильных (светового и звукового) раздражителей, исследовалась высшая нервная деятельность по оборонительной методике Викт. К. Федорова. Органы погибших и убитых животных (поджелудочная железа, гипофиз, надпочечники, яичники, яички, печень, почки) подвергались патогистологическому исследованию. Окраска производилась гематоксилин-эозином по аллори в модификации Гейденгайна и по Ван-Гизону.

Результаты исследования

Имеющиеся работы по изучению роли возрастного фактора в патогенезе экспериментального диабета установили значительную резистентность молодых животных к аллоксану и экстракту из передней доли гипофиза (Young, 1944; Brückmann, 1947; Случевский, 1951; Гуглин Данилевич, 1956). Однако в приведенных исследованиях имеет место неполное изучение клиники диабета: не проводилось учета пола животных, в ряде работ у подопытных животных не определялся диурез и сахар мочи, в некоторых отсутствуют патогистологические данные. Кроме того, возраст молодых животных различные авторы устанавливали неодинаково: Э. Р. Гуглин и Г. В. Данилевич молодыми животными считали крыс 2—3-месячного возраста (возраст устанавливая ориентировочно по весу тела); И. И. Случевский работал с крысами только 10—12-дневного возраста; Брюкман — с крысами весом в 100 г. Все это безусловно отразилось на дозировке аллоксана и сопоставлении полученных данных.

Изучение аллоксанового диабета у молодых животных нами было проведено на 179 крысах с продолжительностью жизни от 3 до 60 дней (Соколоверова, 1958). Вначале необходимо было установить для данной группы животных диабетогенные дозы аллоксана. С этой целью аллоксан вводился в дозах от 200 до 500 мг на 1 кг веса тела, в результате чего была выявлена следующая зависимость между дозой аллоксана и возрастом:

3—7 дней	500 мг/кг
8—12 »	400 »
13—15 »	300 »
21 день	300 »
28—32 дня и старше	200 »

Из 78 крыс с продолжительностью жизни от 3 до 32 дней, получивших диабетогенные дозы аллоксана, у 52 наблюдались все классические проявления сахарного диабета и 26 оказались резистентными к этим дозам аллоксана, являющимися высокотоксичными для крыс старших возрастных групп (табл. 1).

У молодых диабетических животных вес тела отставал от веса здоровых — контрольных животных этой группы.

Содержание сахара крови колебалось в пределах 165—366 мг%, глюкозурия составляла 2—6%, диурез в 6—8 раз превышал нормальный. Однако эти симптомы держались в течение непродолжительного периода времени — от 3 до 19 дней. У большей части животных (40 из 52) к концу указанного срока содержание сахара в крови становилось нормальным, глюкозурия исчезала, вес тела интенсивно нарастал (несмотря на большие дозы введенного аллоксана). Последующее длительное наблюдение, до 2, а в некоторых случаях до 4 мес., показало отсутствие гипергликемии, глюкозурии, полидипсии, полиурии и полифагии у 38 из 40 выздоровевших крыс; у 2 крыс (самцов) в возрасте 84 и 115 дней вновь появились симптомы заболевания.

ТАБЛИЦА 1

Распределение крыс по характеру ответных реакций в различных возрастных группах в ответ на введение диабетогенных доз аллоксана

Возрастная группа животных	Всего	Число резистентных животных	Заболели			
			всего	погибли		выздоровели
				острая форма	хроническая форма	
1-я (от 3 до 32 дней)	78	26	52	6	6	40
2-я (от 3 до 6 мес.)	64	13	51	11	38	2
3-я (свыше 1 года)	43	7	36	8	28	—

Течение аллоксанового диабета у крыс 45-дневного возраста имеет меньшее количество случаев выздоровления (7 из 20), а у 60-дневных он не отличается от животных средней группы.

В качестве примера течения аллоксанового диабета у молодых животных приводим данные, полученные у крысы № 269.

Крысе № 269 в возрасте 28 дней был введен аллоксан в дозе 200 мг/кг. На 8-й день содержание сахара в крови увеличилось с 74 до 361 мг%. Диурез достиг 28 мл. Количество выделяемого сахара с мочой составляло 200—840 мг (2—3.1%). На 14-й день от начала введения аллоксана сахара в крови стал равным 130 мг%, на 19-й реакция на сахар в моче была отрицательная. В последующем сахар в моче появлялся в течение 2 дней в небольших количествах, после чего исчез окончательно; сахар крови колебался в пределах 88—110 мг%. Вес тела в период выраженных симптомов заболевания значительно отставал от веса тела контрольных животных, а с периода клинического выздоровления стал нарастать.

Полученные нами данные по изучению аллоксанового диабета у животных средней возрастной группы в основном подтверждают данные других работ.

После подкожного введения аллоксана в дозах 170—200 мг/кг 64 крысам у 51 наблюдались классические симптомы сахарного диабета. Острая форма характеризуется быстрым нарастанием гипергликемии, глюкозурии, прогрессирующим падением веса тела и гибелью животных на 3—7-й день диабета в состоянии, напоминающем диабетическую кому. При хронической форме животные живут на протяжении нескольких месяцев. Вес тела после падения в первые дни заболевания постепенно выравнивается. Содержание сахара в крови увеличивается до 350—600 мг%. Диурез в 10—15 раз превышает нормальный и нередко становится равным весу тела. Сахар мочи достигает 7—10%. Ацетон в моче обнаруживается редко; закономерно его можно определить за 2—3 дня до гибели животного. Явления выздоровления мы имели возможность отметить лишь в 2 случаях из 51.

У животных старшей возрастной группы (3-й) симптомы диабета вызывались дозой аллоксана 170 мг/кг. Точно так же, как и в предыдущей группе крыс, у них наблюдалось две формы диабета: острая (8 из 36) и хроническая (28 из 36). Все они погибли (табл. 1).

Изучение восприимчивости крыс различного пола к аллоксану показало, что самки среднего возраста более устойчивы к аллоксану, чем самцы. Для получения диабета у самок требуются большие дозы аллоксана.

для самок — 200 мг/кг, для самцов — 170 мг/кг) и в отдельных случаях 1—3-кратные его инъекции. Оба случая выздоровления в этой группе животных наблюдались у самок. Влияние пола на возникновение и развитие диабета у молодых крыс и старых подмечено не было: имела место одинаковая реакция на введение аллоксана как у самок, так и самцов.

Патогистологические исследования поджелудочной железы 1-й молодой группы животных показали во всех случаях изменения в островковом аппарате, выраженные в большей или меньшей степени. У тех живот-

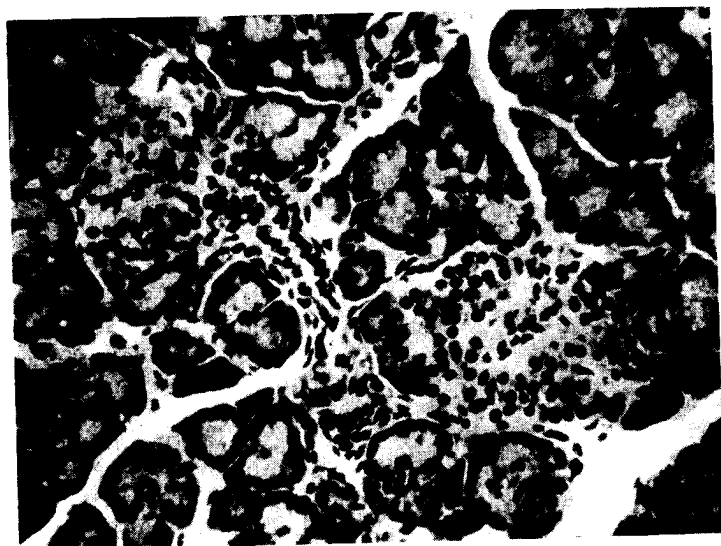


Рис. 1. Дегенеративно-некротические изменения β -клеток островков поджелудочной железы у крысы № 353. (Аллоксан в дозе 400 мг/кг введен в возрасте 10 дней. Продолжительность диабета 14 дней). Увеличение 600 \times .

ных, для которых доза аллоксана оказалась не диабетогенной и у которых клинически не были обнаружены симптомы диабета, в отдельных участках островкового аппарата поджелудочной железы имелись иногда явления кариолиза, гиперхромазии, пикноза. У животных, получивших диабетогенные дозы аллоксана и убитых в период развития диабета, наблюдались дегенеративно-некротические изменения β -клеток, вакуолизация протоплазмы, беспорядочное, асимметричное расположение α -клеток (рис. 1). Однако большое количество островков оставалось мало измененным.

У животных, выздоровевших от диабета, наблюдались процессы пролиферации в островковом аппарате, доказательством которых явились митозы (рис. 2). В части островков имелись только β -клетки. В некоторых островках отмечались дегенеративные изменения: явления кариолиза, гиперхромазии, пикноза.

Островковый аппарат диабетических животных среднего и старшего возраста характеризуется различными по своей величине дегенеративно-некротическими изменениями β -клеток в зависимости от формы диабета, характера течения и продолжительности. Более подробное освещение патогистологических изменений органов животных различных возрастных

групп с аллоксановым диабетом будет служить предметом отдельной статьи.

Таким образом, полученные данные клинического и патогистологического порядка по изучению диабета у молодых животных с несомненностью свидетельствовали о резистентности последних к аллоксану а также больших компенсаторных способностях организма.

Возникал вопрос: каков патогенез устойчивости молодых животных к аллоксану? Одной из причин, возможно, является мощное развитие островковой ткани поджелудочной железы. С другой стороны, имеется



Рис. 2. Митоз клеток островков поджелудочной железы у крысы № 301. (Аллоксан в дозе 300 мг/кг введен в возрасте 22 дней. Продолжительность диабета 7 дней). Увеличение 1000 \times .

целый ряд исследований, свидетельствующих о том, что в раннем постнатальном периоде жизни животные иначе реагируют на различные химические раздражители, чем взрослые. Измененную реакцию в этих случаях объясняют незавершенным еще развитием нервной системы у молодых животных.

В разрешении вопроса роли нервной системы в патогенезе возрастных особенностей развития и течения диабета нас интересовали следующие моменты:

1) можно ли воздействиями на центральную нервную систему получить у молодых животных стойкую хроническую форму диабета, подобную «хронической» форме диабета у животных среднего и старшего возраста;

2) можно ли воздействиями на центральную нервную систему вызвать диабет у излеченных животных;

3) можно ли воздействиями на нервную систему вызвать диабет у животных, получивших недиабетогенные дозы аллоксана.

Изучение роли нервной системы в патогенезе аллоксанового диабета молодых животных было проведено на 73 крысах. В качестве фактора, оказывающего влияние на состояние центральной нервной системы, мы использовали длительное непрерывное чередование сильных звуковых (звонок и зуммер) и светового (лампа 150 св.) раздражителей (10—20 дней с 6 часов вечера до 8 часов утра).

Изучение состояния высшей нервной деятельности под влиянием сильных светового и звукового раздражителей было проведено по общепринятой методике Викт. К. Федорова на 50 крысах средней возрастной группы. Результаты исследований показали изменение высшей нервной деятельности, выразившееся в увеличении количества ошибок и времени побегки крыс.

В результате применения у молодых животных сильных и длительно действующих светового и звукового раздражителей у части из них до введения недиабетогенных доз аллоксана, а у некоторых 1.5—2 мес. спустя после клинического выздоровления после ранее введенного аллоксана мы получили отчетливые данные, свидетельствующие о роли цент-

альной нервной системы в патогенезе диабета молодых животных, именно:

1) получен диабет с большим количеством случаев «хронической» формы течения (44.4%) и с меньшим количеством случаев клинического излечения (38.8%) по сравнению с контрольной группой животных «хроническая» форма диабета — 11.5%, выздоровление — 76.9%);

2) получен рецидив диабета у животных, клинически выздоровевших 9 из 15);

3) вызван диабет у животных, которым были введены педиабетогенные дозы аллоксана (у 8 из 17).

В качестве примера приводим данные, полученные на крысе № 350. Крысы № 350 на 9-й день после введения 400 мг/кг аллоксана (в возрасте 10 дней) содержание сахара в крови составляло 240 мг%, на 15-й день — 144 мг% и на 23-й день — 5 мг%.

Содержание сахара в моче колебалось в пределах 1.0—2.8%, диурез — 6—11 мл. На 14-й день заболевания реакция на сахар в моче была отрицательная. На протяжении более месяца у крысы отсутствовали симптомы диабета.

Применение чередования сильных светового и звукового раздражителей привело к увеличению содержания сахара в крови до 308 мг%, диуреза до 60—65 мл, сахараочи до 4.2 г за сутки. Нарастание веса тела, отчетливо выраженное в период клинического выздоровления, прекратилось.

Учитывая, что в развитии сахарного диабета большое значение имеет возрастной фактор, мы сочли целесообразным изучить также влияние половых гормонов в развитии диабета у молодых животных, не достигших половозрелого возраста (до полового созревания). В этом отношении мы руководствовались нашими данными, согласно которым у крыс двухмесячного возраста, достигших полового созревания, развитие и течение диабета не отличается от такового у животных средней возрастной группы и более старых.

Методика постановки этой серии опытов в основе своей не отличалась от предыдущей. 43 крысам (23 самкам и 20 самцам) в течение 10—14 дней до введения диабетогенных доз аллоксана, а затем две недели спустя после его введения инъектировался фолликулин в дозах 1—2 ед. самкам и тестостеронпропионат в дозе 0.5 мг через день самцам (табл. 2).

Как следует из табл. 2, в результате предварительного введения половых гормонов значительно увеличилось количество животных с хронической формой диабета и уменьшилось количество случаев клинического выздоровления по сравнению с контрольной группой животных (табл. 1).

При изучении влияния половых гормонов на течение аллоксанового диабета при их введении на высоте развития заболевания животным средней возрастной группы и более старым нами было установлено, что длительное введение фолликулина (на протяжении 1.5—2 мес.) в неболь-

ТАБЛИЦА 2

Влияние предварительного введения половых гормонов на развитие и течение аллоксанового диабета у молодых крыс

Число животных	Резистентные животные	Заболели		
		погибли		выздоровели
		острая форма	хроническая форма	
23 ♀	7	2	8	6
20 ♂	6	4	6	4
43	13	6	14	10

ших дозах (8—20 ед. через день) способствует постепенному и стойкому снижению симптомов диабета.

Создается кажущееся противоречие: фолликулин, вводимый неполовозрелым крысам до аллоксана, способствует развитию стойкого диабета и утяжеляет его течение. В то же время применение фолликулина уменьшает у половозрелых животных гипергликемию и глюкозурию. Объяснение этому мы видим в следующем: фолликулин, вводимый молодым крысам, способствует, вероятно более быстрому созреванию функциональных особенностей островкового аппарата, что проявляется в понижении их резистентности и понижении восстановительной способности в ответ на введение аллоксана. Свойство фолликулина при длительном введении понижать гипергликемию и глюкозурию, которое, возможно осуществляется через подавление продукции гормона роста гипофиза оказывается значительно более слабым по сравнению с понижением резистентности, в ответ на введение фолликулина, β -клеток островкового аппарата молодого организма.

ТАБЛИЦА 3
Влияние половых гормонов и длительнодействующих сильных светового и звукового раздражителей на развитие и течение диабета у молодых крыс

	Число животных	Резистентные животные	Заболели		
			погибли		выздоровели
			острая форма	хроническая форма	
16 ♀		5	2	7	2
20 ♂		4	5	11	—
Всего	36	9	7	18	2

Результаты проведенных исследований на молодых животных с предварительным воздействием на центральную нервную систему и соответствующей перестройкой вызванной введением половых гормонов, с несомненной очевидностью свидетельствуют о значении этих факторов в патогенезе диабета.

Желая еще более приблизить клиническое течение диабета молодых животных к клиническому течению диабета животных среднего возраста и старых, мы сочли целесообразным поставить опыты с комбинированным влиянием обоих факторов — гормонального и нейрогенного. С этой целью 36 крыс в возрасте от 3 до 32 дней до и в течение 10—14 дней после введения аллоксана подвергались ежедневному воздействию сильных светового и звукового раздражителей и одновременно введению фолликулина 1—2 ед. (самкам) или тестостеронпропионата 0.5 мг через день (самцам). Результаты исследования сведены в табл. 3.

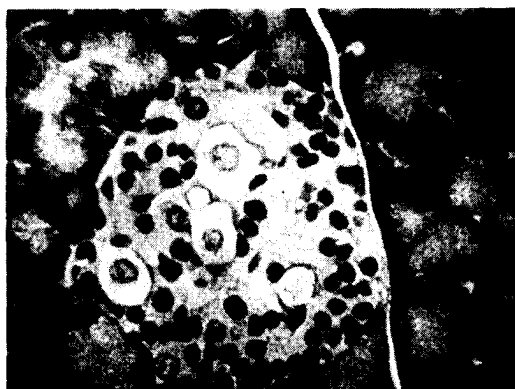


Рис. 3. Вакуолизация протоплазмы и увеличение в размерах β -клеток островка поджелудочной железы у крысы № 488. (Аллоксан в дозе 400 мг/кг. Крыса была подвергнута действию светового и звукового раздражителей). Увеличение 800 \times .

одновременному введению фолликулина 1—2 ед. (самкам) или тестостеронпропионата 0.5 мг через день (самцам). Результаты исследования сведены в табл. 3.

Согласно приведенным данным более чем у половины крыс развилась роническая форма диабета, и лишь в 2 случаях из 27 заболевших диабетом имелось клиническое выздоровление.

Патогистологические исследования органов диабетических животных, эдвергнутых предварительному воздействию сильными раздражителями а центральную нервную систему или введению половых гормонов, а также омбинации этих факторов, показывают значительные дегенеративно-екротические изменения в β -клетках островкового аппарата поджелудоч-

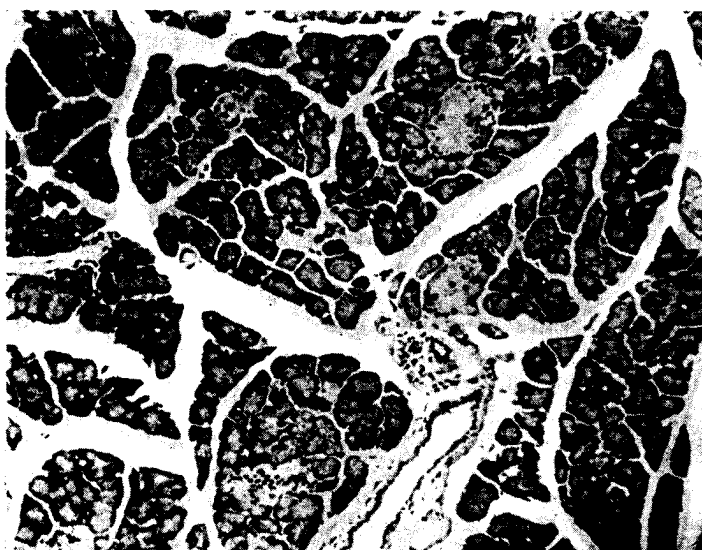


Рис. 4. Дегенеративно-некротические изменения островков поджелудочной железы у крысы № 386. (Аллоксан в дозе 300 мг/кг. Крыса получала тестостеронпропионат и подвергалась действию светового и звукового раздражителей). Увеличение 300 \times .

ной железы, особенно резко выраженные при одновременном воздействии на центральную нервную систему и введении половых гормонов (рис. 3, 4). Зесьма важно, что дегенеративно-некротические изменения в этих случаях наблюдались в большей части островков, чего мы не могли отметить у молодых диабетических животных без предварительного воздействия на центральную нервную систему и без введения половых гормонов.

Таким образом, как предварительное введение половых гормонов, так и воздействия на центральную нервную систему и особенно комбинация этих факторов приближают ответную реакцию неполовозрелых животных на введение диабетогенной дозы аллоксана к животным старших возрастных групп. Эти данные дают возможность предположить, что относительная редкость диабета у детей есть результат большой резистентности (в частности, β -клеток островков поджелудочной железы) к патогенным воздействиям, в основе которой лежат факторы нейро-эндокринного юрьядка. Требуется направленные воздействия, чтобы нарушить эти компенсаторные механизмы и чтобы заболевание могло проявиться в той же форме, что и во взрослом организме. Наши данные позволяют также пред-

положить возможность кратковременных, быстропреходящих нарушений углеводного обмена у детей, которые не всегда констатируются клинико и которые могут проявиться с большей силой в период полового созревания и при неблагоприятных сдвигах в состоянии центральной нервной системы.

Выводы

1. Молодые (неполовозрелые) крысы резистентны к дозам аллоксана, диабетогенным для крыс среднего возраста (3—6 мес.) и более старые (старше 1 года).

2. Течение аллоксанового диабета у животных в возрасте до 1 мес. характеризуется небольшой продолжительностью (3—19 дней) с последующим клиническим выздоровлением большей части заболевших. У крыс 2-месячного возраста (т. е. с периода полового созревания) и старших животных течение аллоксанового диабета не отличается от течения диабета половозрелых животных: заболевание имеет хроническое течение, и явления клинического выздоровления наблюдаются крайне редко.

3. Воздействием на высшие отделы центральной нервной системы у молодых (неполовозрелых) крыс удается:

а) изменить повышенную резистентность к аллоксану и вызвать хроническую форму диабета с значительно меньшим количеством случаев клинического выздоровления;

б) вызвать рецидив диабета у животных, клинически выздоровевших от диабета;

в) получить развитие диабета от введения недиабетогенных доз аллоксана.

4. Предварительное введение половых гормонов молодым животным снижает резистентность к аллоксану.

5. Уменьшение резистентности к аллоксану у молодых животных особенно резко проявляется при комбинации двух факторов — нейрегенного и гормонального (введение половых гормонов).

6. Введение половых гормонов животным средней возрастной группы и более старым на высоте развития симптомов диабета в дозах 8 и 20 ед на протяжении 1.5—2 мес. приводит к стойкому снижению симптомов диабета.

7. Патогистологические исследования поджелудочных желез крыс различных возрастных групп с аллоксановым диабетом свидетельствуют об определенной закономерности: меньшей поражаемости и большей регенераторной способности островкового аппарата молодых крыс по сравнению с крысами более старших возрастных групп.

ЛИТЕРАТУРА

- Г у г л и н Э. Р. и Г. В. Д а н и л е в и ч, Физиол. журн. СССР, т. XLII, № 5, 1956.
 С л у ч е в с к и й И. И., Арх. патол., т. XIII, в. 4, 1951.
 С о к о л о в с е р о в а И. М., Пробл. эндокринологии и гормонотерапии, т. IV, в. 2, 1958.
 В р i s k m a n n G., Endocrinology, v. 41, № 2, 1947.
 Y o u n g F. G., Brit. Med. Journ., 2 Dec., 1944.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**НЕКОТОРЫЕ НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО НЕРВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ
РАБОТЫ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ**

А. В. СОЛОВЬЕВ

(Лаборатория физиологии пищеварения. Заведующий — А. В. Соловьев)

Основными объектами исследований в нашей лаборатории в течение нескольких последних лет являлись желудок и поджелудочная железа, и лишь недавно мы приступили к изучению желчевыделительной функции печени. Существующие методики изучения указанных желез были несколько изменены в связи с поставленными задачами. Возник вариант операции выкраивания желудочков на малой и большой кривизне (Соловьев, 1952). В результате одновременного изучения секреции двух изолированных желудочков родилась мысль о новом способе образования желудочка на большой кривизне разрезом, обращенным в сторону кардиальной части желудка. Это давало возможность сохранить нервные связи выкроенного лоскута с пилорической частью желудка. Наконец, идеальным в смысле сохранения полноты иннервации нам представлялся изолированный желудочек, имеющий два перешейка, один из которых соединяет его с кардией, другой — с пилорической частью (Соловьев, 1954б). В настоящее время для предупреждения вредных последствий заживления желудочной стенки соком изолированные желудочки снабжаются фистульными трубочками.

Был видоизменен также способ операции на поджелудочной железе (Соловьев, 1954а). Новый способ предупреждал тяжелое заболевание и гибель животных, вызванные хронической потерей сока поджелудочной железы. Однако длительное наблюдение за собаками обнаружило постепенное и прогрессирующее уменьшение количества сока в результате атрофии секреторных клеток железы. Поскольку при операции железа не повреждается, единственной причиной перерождения следует, по-видимому, считать разобщение устья протока поджелудочной железы от двенадцатиперстной кишки. Это случайное наблюдение представляет само по себе чрезвычайный интерес ввиду длительного существования животных, лишенных поджелудочной железы. Вместе с тем это осложнение операции заставляет искать пути ее усовершенствования.

Аналогичная операция была предпринята для выведения устья общего желчного протока. По предварительным наблюдениям она дает хорошие результаты, не отражаясь на желчевыделении.

Усовершенствование методики, а также техники операций на желудке и поджелудочной железе позволили в дальнейшем осуществить одномоментное образование двух изолированных желудочков и выведение протока поджелудочной железы. Совместное изучение деятельности этих

двух органов, тесно связанных в своих отправлениях друг с другом, имеющих сходную иннервацию, дало возможность выявить некоторые ранее неизвестные стороны нервной регуляции указанных органов, недоступные изучению при обычных условиях.

Плодотворность одновременного изучения нескольких функций обнаружилась также и при одновременном исследовании секреции и моторики желудка. Предполагалось, что между этими функциями должна существовать тесная связь, обусловленная общностью иннервации. Было обнаружено, что отделение желудочного сока и усиление моторной активности желудка происходит синхронно и имеет, вероятно, один и тот же механизм. Одновременно в секретирующем желудке увеличивается чувствительность гладкой мышечной ткани к действию механического раздражения. Вследствие этого в нормальных условиях между секреторной и двигательной работой желудка возникает взаимосвязь, которую, в частности, удобно наблюдать при одновременной регистрации секреции и моторики изолированных желудочков на большой и малой кривизне (Соловьев, Матросова и Солодкина, 1954; Матросова, 1957).

Таковы основные методические приемы, использованные в нашей работе.

Главным вопросом, разрабатываемым лабораторией, является выяснение роли не только парасимпатических, но и симпатических нервов как секреторных, так и двигательных для желудочно-кишечного тракта. Симпатический нерв хорошо известен как нерв, тормозящий отделение сока и моторику органов пищеварения, тогда как экспериментальные данные относительно его возбуждающих свойств немногочисленны и противоречивы.

Мысль о том, что «секреторные волокна желез, помимо блуждающих нервов, находятся в симпатическом нерве», была высказана И. П. Павловым в «Лекциях о работе главных пищеварительных желез» (Павлов, 1951, стр. 88). И. П. Павлов основывался на результатах опытов В. В. Кудревецкого, получившего отделение панкреатического сока в ответ на раздражение перерезанного за 4—5 дней до опыта симпатического нерва. Наличие секреторно-возбуждающих волокон в симпатическом нерве для желудочных желез допускалось при этом по аналогии. В 1925 г. опыты с раздражением предварительно перерезанных симпатических нервов были повторены Г. В. Фольбортом и Н. Н. Кудрявцевым. Авторы наблюдали скудное отделение сока из целого желудка.

Биккель (Bickel, 1925) также приписывает симпатическому нерву важную роль в регуляции секреторной активности желудочных желез.

Литература, освещающая реакции желудочно-кишечного тракта в ответ на перерезки симпатических нервов и введение адреналина очень обширна и крайне противоречива. Один из наиболее полных обзоров этих работ дан в монографии Бабкина (Babkin, 1950). В пределах короткой статьи эта литература не может быть обсуждена. Укажем лишь, что наиболее отчетливым и бесспорным является тормозной эффект симпатического нерва. В действии адреналина часто наблюдается двуфазность: смена торможения возбуждением.

Аналогичные результаты получены и при изучении влияния раздражения симпатических нервов и введения адреналина на двигательную активность гладкой мускулатуры желудочно-кишечного тракта, в частности желудка. В некоторых случаях возбуждение движений наступало сразу же без предшествующего торможения. После введения адреналина обычно наблюдался двуфазный эффект.

Тип реакции — сокращение или расслабление — некоторыми авторами ставился в зависимость от силы и частоты раздражения симпатических нервов и от состояния исходного тонуса (McCrea a. McSwiney, 1928; Brown, McSwiney a. Wadge, 1930; McSwiney a. Robson, 1931). Так, раздражение гетанизирующим током грудного симпатического ствола вызывало расслабление тела желудка, а при частоте 1 удара в 1 сек. удавалось получить его сокращение (Harrison a. McSwiney, 1936).

Рядом авторов, однако, секреторный и двигательный эффекты при раздражении симпатических нервов приписывались возбуждению холинэргических волокон, идущих в составе чревных нервов к желудку. Подобное толкование секреторного действия раздражения симпатических нервов в опытах Г. В. Фольборта и Н. Н. Кудрявцева дается, например, С. М. Дионесовым (1938). Наблюдавшиеся многими авторами движения от введения адреналина связывались также с повышением возбудимости интрамуральных парасимпатических элементов желудка и кишечной стенки (Меркулов и Сперанская, 1945; Полякова, 1951).

Другими авторами в качестве доказательства обусловленности моторного эффекта возбуждением симпатических волокон указывалось на существование различий между скрытыми периодами наступления движений при раздражении парасимпатических и периаarterиальных (симпатических) нервов (McSwiney a. Robson). Было также установлено, что моторный эффект раздражения симпатических нервов устранялся эрготоксином (McSwiney a. Robson).

Из представленного краткого обзора следует, что вопрос о возбуждающем действии симпатических нервов является спорным. Помимо того, что получение положительных результатов требует специальных условий опыта, в объяснении этих результатов также нет единого мнения.

В наших опытах (Соловьев, 1953) был использован новый способ доказательств секреторно-возбуждающих свойств симпатического нерва. Были учтены особенности анатомического распределения блуждающего и симпатического нервов в желудке, а именно: преобладание блуждающего нерва на малой кривизне и симпатического на большой. Секреция желудочков, выкроенных на малой и большой кривизне желудка, таким образом, изучалась в нормальных физиологических условиях. Имеется в виду участие обоих нервов в секреторном процессе. При этом блуждающий нерв является пусковым. В этих условиях отчетливо выявляются секреторные свойства симпатического нерва, принимающего участие в осуществлении второй фазы желудочной секреции.

Дальнейшими исследованиями Е. М. Матросовой было показано, что симпатический нерв участвует и в первой фазе пищеварения, вступая в действие уже во время акта еды. Наблюдения велись над собаками, имеющими два изолированных желудочка на большой и малой кривизне. Одновременно с секрецией изучалась моторика. В основу этих опытов лег анализ хорошо известного факта, что кормление останавливает период голодных сокращений. Опыты с введением карбохолина показали, что возбуждение блуждающего нерва (аналогичное возбуждению, наступающему при кормлении) останавливает период голодных сокращений лишь на 1—2 мин. на малой кривизне, что не соответствует нормальным отношениям при еде. Учитывая, что возбуждение блуждающего нерва при акте еды является обязательным, мы предприняли введение смеси карбохолина с адреналином. Введение этих веществ действительно вызывало более длительную остановку голодных периодических движений и сопровождалось выделением кислого желудочного сока. Как показали наши опыты,

физиологическое значение этой остановки состоит в задержке пищи в желудке, так как при наличии голодных периодических сокращений пищевая масса переходит в двенадцатиперстную кишку. Кроме того, благодаря участию симпатического нерва в первой фазе пищеварения изменяются продолжительность и ритм секреции: она становится растянутой во времени и более равномерной. Возможно, при этом увеличивается и общее количество сока.

Эти опыты еще раз подтверждают принцип синергического действия парасимпатического и симпатического нервов как секреторных нервов для желудка. Изучая взаимоотношения блуждающего и симпатического нервов в секреторной деятельности поджелудочной железы, мы пришли к аналогичным выводам (Троицкая, 1954).

Возникает вопрос о механизмах, которые включают симпатические нервы. Первые опыты для решения этой проблемы были проведены на поджелудочной железе. Еще в 1949 г. А. В. Соловьевым было установлено, что эрготоксин значительно уменьшает секрецию поджелудочной железы на соляную кислоту. Этим доказывалось участие симпатического нерва в секреции панкреатического сока в ответ на введение кислоты в двенадцатиперстную кишку. В дальнейшем было показано, что эрготоксин парализует действие и секретина, который, по-видимому, возбуждает окончания симпатического нерва в сосудистых стенках. Действительно, введение новокаина в кровяное русло с целью парализовать рецепторное поле сосудов снижало действие секретина (Соловьев и Троицкая, 1957).

Эти данные совпадают с данными Э. Ш. Айрапетьянца и О. Г. Ониско (1954), показавших, что введение секретина в сосуды изолированного куска кишечника, связанного с организмом только первыми проводниками, вызывает усиление секреции поджелудочной железы.

Наши данные о роли симпатических нервов в регуляции секреторной деятельности желудка и поджелудочной железы находят в последнее время подтверждение в исследованиях других авторов (Бакурадзе, Датешидзе и Николаева, 1957; Никифоровская, 1957).

Не менее спорным является вопрос о тормозящем секрецию и моторику желудочно-кишечного тракта действии блуждающего нерва. В 1894 г. в лаборатории И. П. Павлова В. Г. Ушаков показал в остром опыте на собаках наличие в составе блуждающих нервов секреторно-задерживающих волокон для желудка. Торможение секреции оказалось возможным получить при введении значительных доз ацетилхолиноподобных веществ, воспроизводящих сильное возбуждение блуждающего нерва. Торможение секреции при введении больших доз карбохолина наблюдал в нашей лаборатории Л. И. Двинянинов (1954).

Факты, свидетельствующие о тормозящем секрецию поджелудочной железы действии блуждающего нерва, более многочисленны (Павлов, 1888; Кудревецкий, 1890; Попельский, 1896; Метт, 1889).

Таким образом, уже из обзора литературы следует, что получение тормозного эффекта при раздражении блуждающего нерва несравненно легче осуществить по отношению к поджелудочной железе, чем к желудку.

Это нашло подтверждение в наших экспериментах на сложнопериодическом животном, имевшем желудочки и выведенный проток поджелудочной железы (Соловьев и Матросова, 1954). Большие дозы карбохолина значительно снижали секрецию панкреатического сока и сравнительно немного желудочного.

Как указывалось выше, введение карбохолина вызывает также торможение движений желудка, но лишь на 1—2-й минуте и на малой кри-

визне, где больше представлен блуждающий нерв. Это явление соответствует так называемому рецептивному расслаблению желудка, описанному Кеннемом и Либом (Cannon a. Lieb, 1911). Это расслабление наступает в начале еды.

До сих пор речь шла об общих принципах нервно-гуморальных регулирующих органов пищеварения и участии в этой регуляции периферических нервных образований. Одновременно в нашей лаборатории были предприняты исследования кортикальной регуляции секреторной и двигательной деятельности желудка (Матросова, 1955) и поджелудочной железы (Троицкая).

Производилась экстирпация премоторных зон коры больших полушарий головного мозга, которые, по литературным данным, имеют отношение к регуляции деятельности органов пищеварения (Бехтерев и Миславский, 1889; Watts a. Fulton, 1934; Penfield a. Rasmussen, 1950, и др.). Для контроля удалялись одинаковые по размерам и глубине повреждения участки в затылочной области. Были выявлены специфические для повреждения премоторной зоны коры больших полушарий изменения секреции желудочков и поджелудочной железы. Однако эти изменения выявлялись только после ликвидации разлитых нарушений, вызванных операцией, которые выражались в резких и волнообразных колебаниях секреции. Помимо этого, экстирпация премоторной зоны ускоряла процесс атрофии поджелудочной железы.

Методики изучения деятельности органов пищеварения, а также новые данные относительно участия нервной системы в регуляции работы этих органов были использованы для анализа изменений, наступавших при различных патологических воздействиях на организм.

Л. И. Двинянинов в течение нескольких последних лет разрабатывает проблему экспериментального гастрита. Из литературы известно, что малая кривизна желудка сильнее, чем большая, поражается раком и язвенными процессами. Одновременно малая кривизна страдает сильнее и при ожогах, вызванных кислотами (Маят, 1949).

В нашей работе экспериментальный гастрит вызывался путем орошения желудка водой температуры 65°, что приводило к возникновению функциональных расстройств, выражавшихся в рвоте, отказе от пищи, истощении животных, появлении слизи в желудочном соке, и т. д. Было обнаружено, что изменения секреции на малой кривизне более значительны, чем на большой, и при совершенно одинаковых условиях опытов у различных животных выражены неодинаково. У одних собак они проявлялись в усилении секреции, у других — в торможении. Поскольку при введении гистамина, который, согласно нашим данным (Соловьев, 1953), действует непосредственно на железистый аппарат желудка, подобных различий между желудочками обнаружено не было и, наоборот, эти различия наблюдались при введении карбохолина, мы полагаем, что секреторные изменения имеют рефлекторную природу, а не связаны с поражением железистого аппарата желудка.

Наконец, в соответствии с общим направлением работ института наша лаборатория занимается изучением действия понижующих облучений на организм (Солодкина, Соловьев).

Многочисленными исследованиями установлено, что одним из ведущих симптомов лучевой болезни является нарушение функций желудочно-кишечного тракта. Механизм этих нарушений, по-видимому, весьма сложный. Располагая методикой двух изолированных желудочков, мы попытались установить роль симпатической и парасимпатической нервной

системы в патогенезе лучевого поражения желудка. Наши наблюдения подтвердили известный из литературы факт, что при любом способе облучения возникают волнообразные изменения секреции желудочного сока. Однако характер изменений секреции изолированных желудочков находится в зависимости от характера иннервации. Главной причиной нарушений секреторной, а также моторной деятельности желудка на основании этих данных мы считаем изменение функционального состояния блуждающего нерва, что приводит к нарушению взаимодействия между симпатической и парасимпатической системами (Солодкина, 1957).

Известно, что ионизирующие облучения вызывают глубокие изменения печени. Менее других функций изучено желчевыделение при лучевой болезни (Успенский, 1957; Попков, 1957). По нашим предварительным наблюдениям (Н. А. Соловьев) общее рентгеновское облучение привело к волнообразным колебаниям выхода желчи в двенадцатиперстную кишку. В течение первого месяца после облучения имело место снижение уровня секреции в ее сложнорефлекторной фазе. В дальнейшем количество желчи стало постепенно увеличиваться. В выводимой желчи значительно увеличилась концентрация билирубина. Наблюдения продолжаются.

Таков круг вопросов, которыми в последнее время занималась Лаборатория физиологии пищеварения.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. и О. Г. Ониско, Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, Тез. докл., Киев, 1954.
- Бакурадзе А. Н., М. Г. Датешидзе и Т. М. Николаева, Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. революции, [Тез. докл.], Тарту, 1957.
- Бехтерев В. М. и Н. А. Миславский, Тр. Общ. естествоисп. при Казанском универс., т. XX, 1889.
- Двинянинов Л. И., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954.
- Дионесов С. М., Физиол. журн. СССР, т. XXIV, в. 5, 1938.
- Кудревецкий В. В. Материалы к физиологии поджелудочной железы. Дисс. СПб., 1890.
- Матросова Е. М. Анализ секреторной и двигательной деятельности большой и малой кривизны желудка при экстирпации различных участков коры головного мозга собаки. Дисс. Инст. физиол. АН СССР, Л., 1955.
- Матросова Е. М., Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. революции, [Тез. докл.], Тарту, 1957.
- Маят В. С. Ожоги желудка и их лечение. Медгиз, М., 1949.
- Меркулов Л. Г. и Е. Н. Сперанская, Физиол. журн. СССР, т. XXXI, № 1-2, 1945.
- Метт С. Г. К иннервации поджелудочной железы. Дисс. СПб., 1889.
- Никифоровская М. П., Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. революции, [Тез. докл.], Тарту, 1957.
- Павлов И. П., Врач, 1888.
- Павлов И. П., Полн. собр. соч., т. II, ч. 2, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.
- Полякова Н. Н., сб. «Вопросы экспериментальной биологии и медицины», в. I, Изд. АМН СССР, М., 1951.
- Попельский Л. Б. О секреторно-задерживающих нервах поджелудочной железы. Дисс., СПб., 1896.
- Попков В. Л., Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. революции, [Тез. докл.], Тарту, 1957.
- Соловьев А. В., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XXVIII, в. 2, 1949.
- Соловьев А. В., Физиол. журн. СССР, т. XXXVIII, № 4, 1952.
- Соловьев А. В. Роль и значение нервной системы в регуляции секреторной функции желудка и поджелудочной железы. Дисс. Инст. exper. медиц. АМН СССР, Л., 1953.

- оловьев А. В., Физиол. журн. СССР, т. XL, № 5, 1954а.
- оловьев А. В., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954б.
- оловьев А. В. и Е. М. Матросова, Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, Тез. докл., Киев, 1954.
- оловьев А. В., Е. М. Матросова и О. В. Солодкина, Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, Тез. докл., Киев, 1954.
- оловьев А. В. и В. Б. Троицкая, Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. революции, [Тез. докл.], Тарту, 1957.
- олодкина О. В., Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. революции, [Тез. докл.], Тарту, 1957.
- роицкая В. Б., Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, Тез. докл., Киев, 1954.
- спенский Ю. П., Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. революции, [Тез. докл.], Тарту, 1957.
- шakov В. Г. К вопросу о влиянии блуждающего нерва на отделение желудочного сока у собаки. Дисс. СПб., 1894.
- ольборг Г. В. и Н. Н. Кудрявцев, Русск. физиол. журн., т. VIII, в. 1—2, 1925.
- abkin B. P. Secretory mechanism of the digestive glands. 2d ed., N.-Y., 1950.
- ickel A. (1925). Цит. по: B. P. Babkin, 1950.
- rown G. L., B. A. McSwiney and W. J. Wadge (1930). Цит. по: J. S. Harrison a. B. A. McSwiney, 1936.
- annon W. B. and C. W. Lieb, Amer. Journ. Physiol., v. XXIX, № 11, 1941.
- Harrison J. S. a. B. A. McSwiney, Journ. Physiol., v. 87, № 1, 1936.
- McCrea E. and B. A. McSwiney, Quart. Journ. exper. Physiol., v. XVIII, № 4, 1928.
- McSwiney E. and J. M. Robson, Journ. Physiol., v. LXXI, № 2, 1931.
- Penfield W. and Th. Rasmussen. The cerebral cortex of man. N.-Y., 1950.
- Watts J. W. and J. F. Fulton, New Eng. Journ. Med., v. 210 (Apr. 26), 1934.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**СОСУДИСТЫЕ И ПИЩЕВЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ПОСЛЕ
КАСТРАЦИИ**

Т. С. СОТНИЧЕНКО

(Лаборатория интероцептивных условных рефлексов. Заведующий —
Э. Ш. Айрапетянц)

В работе М. К. Петровой (1936), изучавшей влияние кастрации на высшую нервную деятельность собак, было обнаружено, что спустя 2—3 недели после кастрации наступает ослабление возбудительной и тормозной функций коры больших полушарий, особенно последней. Растормаживаются дифференцировки, угашение условных рефлексов осуществляется с большим трудом. Периоды ухудшения деятельности коры больших полушарий сменялись периодами улучшения — явление, названное М. К. Петровой циркулярностью. Наконец, М. К. Петрова показала, что ослабленная кастрацией и трудными нервными задачами нервная система животного обнаруживает разнообразные отклонения от нормы в виде патологической инертности, патологической взрывчатости, хронической ультрапарадоксальности и т. д. Суждения о состоянии высшей нервной деятельности животного основывались на показаниях слюнной железы. Между тем ряд работ дает некоторые указания на то, что сосудистая система может служить лучшим показателем посткастрационных сдвигов, чем слюнная железа. В этой связи соплемясь на работы А. В. Риккль (1941), Э. Ш. Айрапетянца и Е. Ф. Крыжановской (1947), И. М. Фельбербаум (1954) и др. Авторы показали, что хеморецепторы сосудистой стенки обладают высокой чувствительностью к гормональным раздражителям, в частности к половым гормонам. Иначе говоря, тонус сосудо двигателей в норме во многом определяется деятельностью желез внутренней секреции. Поэтому надо полагать, что внезапное и полное удаление половых желез (кастрация) должна с особой силой отразиться на сосудистой системе.

Изучение роли желез внутренней секреции в регуляции сосудистого тонуса было проведено в Украинском институте экспериментальной эндокринологии рядом сотрудников (Байер, Вартапетов, Калмыкова и др., 1947). Авторы обнаружили, что в результате нарушения эндокриного аппарата появляется стойкое повышение кровяного давления — гипертония эндокринного происхождения. Б. А. Вартапетовым, К. М. Калмыковой и А. Д. Судаковой (1955) изучались условнорефлекторные слюноотделительные и вазомоторные реакции в норме и после кастрации. Однако в связи с неправильной постановкой опытов, по признанию самих авторов, у животных задолго до кастрации возникли неврозы.

В задачу нашего исследования входило проследить изменение высшей нервной деятельности при кастрации по показателям слюнных и сосудистых условных рефлексов, образованных на экстеро- и интероцеп-

живные сигналы у собак с определенным типом нервной системы. При этом для определения глубины и характера нарушений предполагалось провести ряд функциональных проб по слюнной методике.

Полученные результаты

В данном сообщении изложены факты, полученные на трех собаках — одной самке (Эльма) и двух самцах (Тимка и Джек).

Предварительно при помощи слюнной методики было проведено испытание типов нервной системы подопытных животных в пределах, рекомендованных «сокращенным стандартом испытаний» (Майоров и Трошихин, 1952).

Проведенные испытания на силу, уравновешенность и подвижность нервных процессов позволили следующим образом охарактеризовать типы нервной деятельности подопытных собак: Тимка — сильный, неуравновешенный, с преобладанием возбудительного процесса над тормозным, малоподвижный; Эльма — слабая вариация сильного типа, неуравновешенная, с преобладанием возбудительного процесса над тормозным, со слабой подвижностью нервных процессов; Джек — сильная вариация слабого типа, с хорошей подвижностью нервных процессов.

После определения типов нервной системы собак стереотип пищевых условных рефлексов был временно отменен и животные приучались лежать неподвижно с привязанным плетизмографом нашей модификации (Бархударова, 1954), термодом для температурного раздражения и манжеткой для регистрации дыхательных движений.

Вслед за получением нулевой плетизмограммы и угашением действия индифферентных раздражителей мы перешли к образованию стереотипа сосудистых условных рефлексов, для чего индифферентный раздражитель в течение 5 сек. действовал изолированно, затем в течение 25 сек. в сочетании с тепловым раздражением ($+48^{\circ}$). После образования и укрепления условного сосудорасширяющего рефлекса условный раздражитель применялся с отставлением на 20 сек. и подкреплялся теплом последние 10 сек.

Условные раздражители адресовались к слуховому (тон положительный и тон дифференцировочный), интероцептивному (ритмическое растяжение петли тонкого кишечника с силой 40 мм рт. ст.) и кожному (касалка) анализаторам. Укрепив стереотип сосудистых условных рефлексов, мы восстановили имеющийся у собак стереотип пищевых условных рефлексов, в который входили следующие раздражители: звонок, метроном с частотой 120 ударов в минуту (положительный) и 60 ударов в минуту (дифференцировочный), свет электрической лампочки 40 вт.

Опыты проводились в следующем порядке: в один и тот же опытный день сначала исследовался стереотип сосудистых условных рефлексов, затем собака снималась со станка, вводилась в предкамеру. Через несколько минут собака возвращалась в камеру и начинался опыт с пищевым стереотипом. Переключение с одного стереотипа на другой происходило быстро и не вызывало никаких невротических явлений. В течение 2—3 недель эти две системы рефлексов тренировались вместе.

Убедившись в прочности условных рефлексов, мы произвели кастрацию. У самцов одновременно удалялись оба семенника и прилежащее сосудистое сплетение, у самки — оба яичника.

В течение первых 10—30 дней после кастрации нельзя было отметить каких-либо изменений в характере условных и безусловных слюнных реф-

лексов. Между тем сосудистая дифференцировка уже в этот период оказалась расторможенной. Таким образом, в первые же опытные дни после кастрации обнаружилось различие показаний состояния высшей нервной деятельности, полученных с разных эффекторов. Условные рефлекторные сосудодвигательные реакции оказались более чувствительными к нервно-гуморальным сдвигам, вызванным кастрацией, чем слюноотделительные.

В дальнейшем наблюдалось нарастание величины условных слюнных рефлексов. У Тимки этот процесс начался месяц спустя после кастрации и длился четыре опытных дня. Затем условные слюнные рефлексы постепенно уменьшились и через следующие четыре дня снизились вдвое по сравнению с нормой. У Эльмы после периода высоких условных пищевых рефлексов, длившегося один месяц и десять дней, условные рефлексы за неделю вернулись к норме, затем сильно понизились. У Джека фаза повышенных условных рефлексов длилась 2 недели, далее такой же период времени рефлексы держались на нормальной высоте, затем наступила фаза угнетения.

Во время фазы повышенной корковой возбудимости — высоких слюнных условных рефлексов — особенно возрос условный рефлекс на слабый

Джек Опыт № 107 12 II 1955
(накануне кастрации)

Время	Порядковый номер применения условного раздражителя	Условный раздражитель	Продолжительность иолированного действия условного раздражителя (в сек.)	Величина условного рефлекса (в дел. ин.)	Величина безусловного слюноотделения за первые 40 сек.	Примечание
15 ч. 33 м.	207	Звонок	20	47	175	—
15 ч. 36 м.	105	M ₁₂₀₊	20	41	175	—
15 ч. 39 м.	85	Свет	20	19	165	—
15 ч. 42 м.	74	M ₆₀₋	20	12	—	—
15 ч. 45 м.	208	Звонок	20	20	165	—

Джек Опыт № 112 7 III 1955
(после кастрации)

16 ч. 03 м.	110	Звонок	20	40	155	—
16 ч. 06 м.	90	M ₁₂₀₊	20	45	155	—
16 ч. 09 м.	79	Свет	20	39	150	—
16 ч. 12 м.	218	M ₆₀₋	20	8	—	Лег.
16 ч. 15 м.	111	Звонок	20	52	135	—

Джек Опыт № 118 19 V 1955

15 ч. 18 м.	336	Звонок	20	13	130	—
15 ч. 21 м.	165	M ₁₂₀₊	20	6	105	Ест с опозданием на 5 сек.
15 ч. 24 м.	206	Свет	20	1	—	Не ест, скулит.
15 ч. 27 м.	134	M ₆₀₋	20	0	—	Лег на бок.
15 ч. 30 м.	337	Звонок	20	0	—	Встал, скулит, делает попытки сойти, не ест.

аздражитель — свет (опыты №№ 107 и 112). В фазе угнетения все условные рефлексы равно теряли в своей величине, как при наркотической азе (опыт № 118). И в тот и другой периоды могут иметь место отказы от одкорма и колебания в величинах условных рефлексов.

Возникает вопрос, является ли двуфазное изменение корковой возбудимости следствием кастрации или оно может обнаружиться и при изменении секреции других эндокринных желез.

Обращаясь к литературным данным, можно видеть, что двуфазное изменение возбудимости корковых клеток было обнаружено Б. М. Зава-

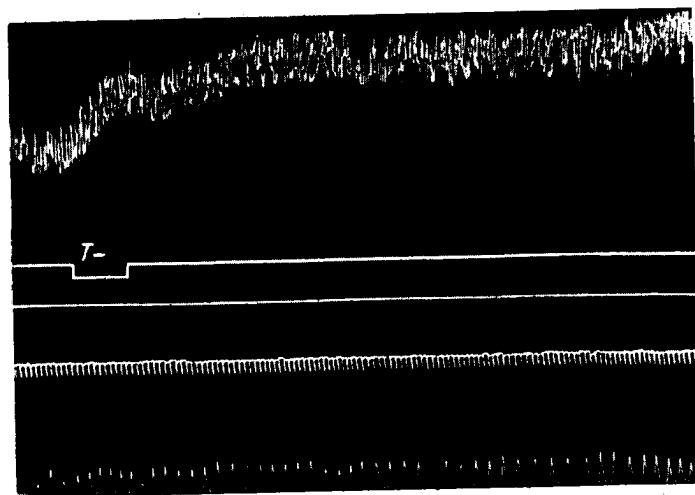


Рис. 1. Инертность сосудистых реакций при действии дифференцировки — тона. Опыт 9 III 1955, собака Эльма.

Сверху вниз: плетизмограмма; отметка условного раздражения; отметка безусловного раздражения; отметка времени (2 сек.), дыхание.

довским и др. (1920, 1928) — при скармливании собакам тиреоидина, И. М. Каримовой (1954) — при удалении у подопытных животных надпочечников, Г. Н. Прибыtkовой (1936) и А. Ю. Изергиной (1947) — при введении собакам адреналина, В. Г. Барановым, С. П. Пышиной и Е. Н. Спеланской (1948) — в момент выхода животных из состояния гипогликемии. Отсюда можно заключить о единообразии корковой реакции при различных гормональных изменениях. В чем причина такой неспецифичности?

По-видимому, причина состоит в том, что реакция корковых клеток при резком изменении содержания гормонов в организме — это прежде всего реакция на неблагоприятные условия. Она определяется, во-первых, значительностью этих неблагоприятных условий, во-вторых, закономерностями деятельности корковых клеток. Одной из основных закономерностей этой деятельности являются двуфазное изменение возбудимости (переход к тормозному состоянию через состояние повышенной возбудимости), большая хрупкость процесса внутреннего торможения по сравнению с процессом возбуждения, запредельное торможение, гипнотические фазы и т. д.

После кастрации одновременно с появлением колебаний корковой возбудимости, обнаруживаемыми при помощи слюнных условных реф-

лексов, имели место сдвиги в реакциях сосудов. В сосудистом ответе на ряд раздражителей — условных (тон положительный, касалка и тон отрицательный), а также на безусловный раздражитель — тепло появилась инертность, т. е. сосуды расширялись и оставались расширенными в течение 2—4 мин. и более (рис. 1).

Иногда инертность сосудистых реакций проявлялась в фазе обратного сужения сосудов, т. е. в момент возвращения расширенных со-

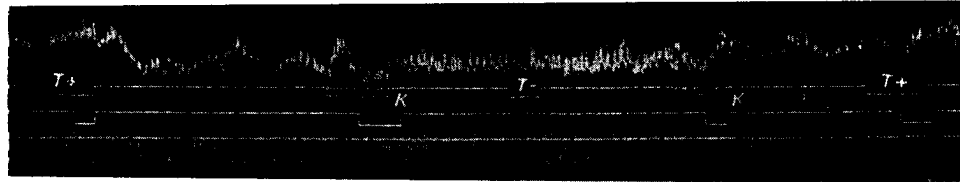


Рис. 2. Инертность сосудистых реакций в фазе сужения сосудов. Опыт 25 II 1955, собака Эльма.

T+ — тон положительный, K — касалка, T- — тон отрицательный. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

судов в исходное состояние. В таком случае сужение сосудов затягивалось и углублялось до 10—15 мин., так что весь последующий опыт мог происходить на суженных по сравнению с началом опыта сосудах (рис. 2)

Фаза повышенной корковой возбудимости нашла своеобразие отражение в реакциях внутреннего анализатора. Напомним, что механиче-

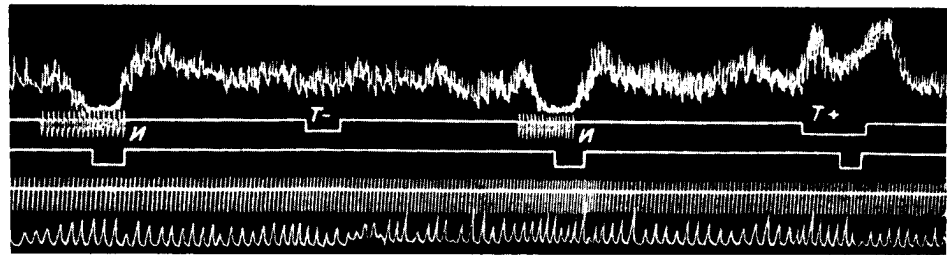


Рис. 3. Извращенная сосудистая реакция на интероцептивное раздражение, при сохранении нормальных отношений на экстероцептивные раздражения — тон положительный и тон дифференцировочный. Опыт 8 III 1955, собака Джек.

И — интероцептивное раздражение. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

ское раздражение стенки тонкого кишечника резиновым баллончиком было сделано сигналом расширения сосудов конечностей. В период высоких слюнных рефлексов раздражение кишечной петли, производимое с той же силой, стало вызывать извращенную реакцию — сужение сосудов, а иногда специфическую защитную двигательную реакцию. При этом экстероцептивные раздражения сохранили свое обычное действие (рис. 3)

Описанное явление исчезло сразу же при уменьшении величины слюнных условных рефлексов. Попробуем объяснить полученный факт. Известно, что сужение сосудов, помимо холодовых раздражений, может вызвать любые другие сигналы, если сила их достаточно велика. Можно предположить, что при повышении возбудимости в первой фазе кастра-

ли, на что указывает увеличение слюнных условных рефлексов, чувствительность внутреннего анализатора заметно возрастает, поэтому раздражение слизистой кишечника приобретает иное силовое значение и в связи этим вызывает иную сосудистую реакцию. Мы не имеем оснований прямо указать на определенное звено внутреннего анализатора — периферическое или центральное, — которое является причиной данного явления. Однако исчезновение извращенного действия интероцептивного раздражения после применения дифференцировочного раздражителя указывает на прямое участие в нем высших этажей нервной системы.

За все время наблюдения после кастрации (до 6 мес.) мы ни разу не наблюдали растормаживания секреторной дифференцировки. Специально проведенные испытания на силу тормозного процесса

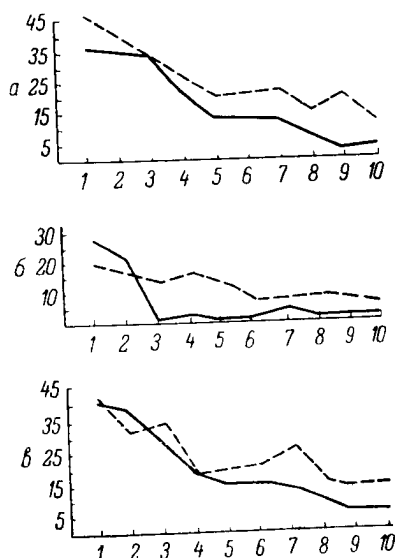


Рис. 4. Острое прерывистое угашение условного слюнного рефлекса на звонок до кастрации (прерывистая линия) и после кастрации (сплошная линия) у собак Тимка (а), Эльма (б) и Джек (в).

По оси абсцисс — число неподкреплений; по оси ординат — слюноотделение в дел. шк.

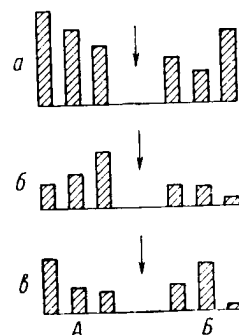


Рис. 5. Влияние удлинения дифференцировки до 3 мин. до (А) и после (Б) кастрации у собак Тимка (а), Эльма (б) и Джек (в).

Каждый столбик — слюноотделение за минуту действия дифференцировочного раздражителя.

не обнаружили никакого ухудшения внутреннего торможения после кастрации по сравнению с нормой. Острое прерывистое десятикратное угашение условного рефлекса на звонок прошло во всех случаях успешнее, чем до кастрации (рис. 4, а, б, в), удлинение дифференцировки до 3 мин. выдержано с меньшим слюноотделительным эффектом (рис. 5, а, б, в).

О хорошей концентрации тормозного процесса свидетельствует возникновение положительной индукции при действии тормозного раздражителя, проявлявшееся временами у двух собак (Тимки и Джека) после кастрации. У двух собак (Тимка и Эльма) была произведена двусторонняя переделка сигнального значения ассоциированной пары раздражителей — M_{120} и M_{60} . Переделка обнаружила примерно такую же низкую подвижность, как и до кастрации (рис. 6, а, б).

В исследованиях М. К. Петровой, а также в высказываниях И. П. Павлова неоднократно подчеркивалось, что кастрация нарушает в первую очередь процесс внутреннего торможения: растормаживаются дифферен-

цировки, угашение и переделка осуществляются с большим трудом. Необходимо, однако, отметить, что, по данным М. К. Петровой, подобные нарушения были присущи животным немолодым, с нервной системой, истощенной предшествующей трудной нервной деятельностью. Молодые и неистощенные животные почти совсем не пострадали после кастрации.

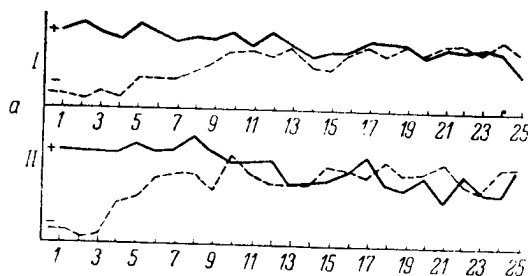


Рис. 6. Двусторонняя переделка сигнального значения раздражителей у собак Тимка (а) и Эльма (б) до (I) и после (II) кастрации.

Сплошная линия — M_{120} , прерывистая — M_{60} .

были проведены те же легкие пробы, что и до кастрации. Следовательно, можно сказать, что у молодых животных с неистощенной нервной системой нарушение внутрен-

Собаки, на которых мы провели работу, были молодым (3—4 года), ранее не подвергавшимся каким-либо физиологическим исследованиям. Стереотип условных рефлексов в простейшей его форме и легкий испытания для определения типа нервной системы без шок и перенапряжений, проведенные нами, не могли истощить нервную систему подопытных собак. После кастрации в течение нескольких месяцев не проводилось никаких испытаний, лишь изо дня в день повторялся стойкий, хорошо закрепленный стереотип, затем

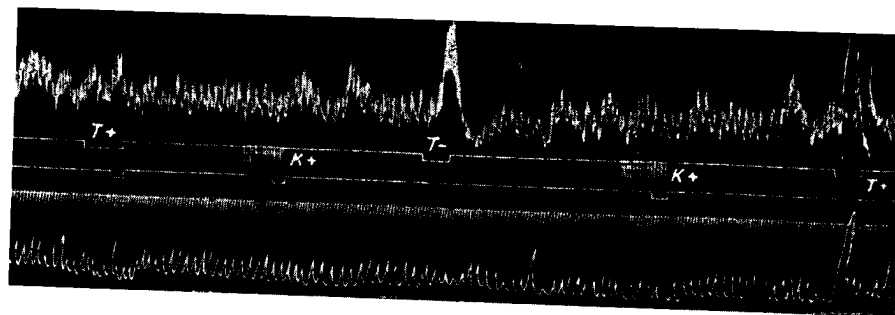


Рис. 7. Ультрапарадоксальные отношения сосудистых условных рефлексов. Опыт 13 V 1955, собака Эльма.

Обозначения те же, что на рис. 1.

него торможения (если судить о нем по данным, полученным с помощью слюнной методики) не является непрямым следствием кастрации.

Иные показания были зарегистрированы при помощи стереотипа сосудистых условных рефлексов. Как уже говорилось выше, в первые же опытные дни после кастрации сосудистая дифференцировка оказалась расторможенной. В дальнейшем это явление по-разному обнаружилось

подопытных животных в зависимости от типов нервной системы. Особенно сильное нарушение внутреннего торможения наблюдалось у неуравновешенной и недостаточно сильной Эльмы. При отсутствии положительного условного рефлекса дифференцировочный раздражитель стал вызывать сильное сосудорасширение и учащение пульса. Иногда расширение сосудов переходило в последовательное сужение (рис. 7). Ультрапарадоксальные отношения в системе сосудистых условных рефлексов возникли у Эльмы 2 мес. спустя после кастрации и сохранялись в течение всех 3 мес., пока продолжалось исследование. Вновь подчеркнем, что даже при такой степени расстройства внутреннего торможения в системе сосудистых условных рефлексов, как возникновение ультрапарадоксальной фазы, испытания, проведенные по пищевой слюнно-секреторной методике, не обнаружили никакого ухудшения тормозного процесса по сравнению с нормой.

Выводы

1. Результаты кастрации раньше обнаруживаются в корковой регуляции сосудодвигательной деятельности, чем в регуляции слюнно-секреторной деятельности.

2. Изменение величины условных слюнных рефлексов после кастрации носит двуфазный характер — сначала они увеличиваются, затем уменьшаются.

3. У молодых животных с неистощенной нервной системой после кастрации не происходит нарушения процесса внутреннего торможения, если судить о нем по данным, полученным при помощи слюнной методики. Вместе с тем кастрация нарушает процесс внутреннего торможения в системе сосудистых условных рефлексов вплоть до образования хронической ультрапарадоксальной фазы.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. и Е. Ф. Крыжановская, Центр. инст. акушер. и гинекол., Сб. научн. трудов, т. X, Экспериментальные исследования, Л., 1947.
- Байер Д. Н., Б. А. Вартапетов, К. М. Калмыкова и Р. И. Левина, О. В. Лобачевская, Е. К. Приходькова и Р. Я. Спивак, VII Всесоюзн. съезд физиол., биохим., фармакол., Доклады, Медгиз, М., 1947.
- Баранов В. Г., С. П. Пышина и Е. Н. Сперанская, Физиол. журн. СССР, т. XXXIV, № 6, 1948.
- Бархударова Т. С., Физиол. журн. СССР, т. XL, № 5, 1954.
- Вартапетов Б. А., К. М. Калмыкова и А. Д. Судакова, Пробл. эндокринол. и гормонотерапии, т. I, № 2, 1955.
- Завадовский Б. М. и А. Л. Зак, Мед.-биол. журн., в. II, 1928.
- Завадовский Б. М., Г. И. Азимов и В. Р. Захаров, Мед.-биол. журн., вып. I, 1920.
- Изергина А. Ю., Рефер. научно-иссл. работ за 1946 г., в. 1, (Акад. медиц. наук СССР, отд. мед.-биол. наук), Изд. АМН СССР, М., 1947.
- Каримова М. М. Влияние удаления хромаффинной ткани надпочечных желез на высшую нервную деятельность собак различных типов нервной системы. Автореферат дисс. Казань, 1954.
- Майоров Ф. П. и В. А. Трошихин. Цит. по: Н. А. Подкопаев. Методика изучения условных рефлексов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.
- Петрова М. К., Тр. Физиол. лаборат. акад. И. П. Павлова, т. VI, в. 1, 1936.
- Прибыткова Г. Н., Бюлл. экпер. биол. и медиц., т. II, в. 2, 1936.
- Рикль А. В., Девятое совещ. по физиол. проблемам, посвящ. пятилетию со дня кончины акад. И. П. Павлова, Экспер. часть, Тез. докл., М.—Л., 1941.
- Фельберbaum И. М. Условные и безусловные рефлексы с матки. Инст. физиол. АН СССР. Л., 1954.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПРИ БОЛЕВОЙ ТРАВМЕ
И ПРИ ЛУЧЕВОМ ПОРАЖЕНИИ**

В. С. ШЕВЕЛЕВА

(Лаборатория нейро-физиологических проблем. Заведующий — К. М. Быков)

На основании клинических наблюдений и экспериментальных исследований на животных установлено, что шоковое состояние в организме может быть вызвано самыми разнообразными воздействиями — оперативным вмешательством, травмой внутренних органов и конечностей, введением в организм химических веществ, действием ионизирующего излучения, электрическим раздражением нервов.

Развитие шока проходит, как известно, две фазы — эректильную (стадия возбуждения) и торпидную (стадия угнетения). Выражением этого в организме, как считают, является первоначальное повышение вегетативных и соматических реакций с последующим понижением.

При объяснении патогенеза шока исследователи склоняются к рассмотрению трех факторов, имеющих основное значение в развитии шокового состояния — это травматическая токсемия, плазмокровопотеря и нервно-болевой фактор.

Большинство отечественных клиницистов и физиологов (Богомолец, 1937; Бурденко, 1938; Орбели, 1944, 1945, 1946; Асратян, 1945; Петров, 1947, 1957; Банайтис, 1948; Вишневский, 1950; Бабук, 1953, и др.) пришли к заключению, что основным в развитии шока является нервно-рефлекторный механизм и что шок возникает в результате парабютического состояния центральной нервной системы.

Хорошо известно, что нанесение чрезмерных болевых раздражений чувствительным нервам, как это бывает при травмах конечностей, травмах внутренних органов, даже если они и не сопровождаются значительным кровотечением, приводит к развитию тяжелых изменений со стороны центральной нервной системы. Известно также, что шок может быть вызван электрическим раздражением афферентных нервов, когда отсутствует непосредственная травма и размождение тканей, в которых обычно при этом образуются токсические вещества.

Используя метод электрофизиологического анализа, оказалось возможным более детально проследить характер изменений, наступающих на различных уровнях нервной системы при развитии шокового состояния и составить представление о первопрочине тех трофических расстройств, которые имеют при этом место.

Шоковое состояние животных вызывалось нанесением болевого раздражения на нитеро- и экстероцепторы или действием ионизирующей радиации.

А. Опыты ставились на ненаркотизированных кроликах, которым предварительно за одну-две недели вживлялись униполярные и биполярные платиновые электроды в кору головного мозга, в гипоталамус и в мозжечок. На преганглионарный шейный симпатический ствол и вагус вживлялись биполярные платиновые электроды. Это позволяло в хронических наблюдениях, до применения раздражений, следить за характером постоянной биоэлектрической активности указанных отделов. В острых опытах перед нанесением раздражения биполярные отводящие платиновые электроды ставились также на верхний шейный симпатический ганглий.

Одновременная регистрация биоэлектрических потенциалов в различных отделах нервной системы осуществлялась с помощью 6-канальной осциллографической установки.

В одной серии опытов изменения биоэлектрической активности различных отделов нервной системы регистрировались на фоне болевого раздражения внутренних органов (производилось резкое подтягивание брыжейки тонкого кишечника) или конечности (сдавливание конечностей).

В другой серии опытов изменение биоэлектрической активности различных отделов нервной системы регистрировалось при действии ионизирующей радиации. Животные подвергались однократному облучению со стороны живота (голова экранировалась) при следующих условиях: напряжение 178 кв, сила тока 10 ма, кожно-фокусное расстояние 60 см, фильтр 0.5 мм С + 1 мм А1, мощность дозы 14.2 г/мин., мощность дозы в воздухе 9.5 г. Общая доза радиации 1200 г.

Полученные результаты показали, что непосредственно вслед за нанесением болевого раздражения возникает вспышка возбуждения, охватывающего рефлекторно все структуры нервной системы (рис. 1, а, б). Однако в результате различной скорости проведения нервных импульсов на различных уровнях нервной системы в отдельных ее звеньях постепенно начинает развиваться торможение.

При сопоставлении степени биоэлектрической активности клеток коры головного мозга, гипоталамуса и верхнего шейного симпатического ганглия видно, что в первую очередь торможение развивается в периферическом отделе — в ганглиях симпатической нервной системы, клетки которых наименее лабильны по нисходящему ряду рефлексов. На это указывает постепенно развивающееся в течение первых 10—15 мин. после нанесения раздражения нарушение синаптической передачи импульсов в верхнем шейном симпатическом ганглии (рис. 1, в, г, д), при сохранении ее обычно еще некоторое время в преганглионарном шейном симпатическом стволе.

После выпадения функциональной деятельности симпатической нервной системы в периферической ее части на фоне непрерывно продолжающегося болевого раздражения начинает понижаться также деятельность вегетативных центров гипоталамической области. Об этом свидетельствует более значительное уменьшение общей биоэлектрической активности гипоталамической области по сравнению с биоэлектрической активностью клеток коры головного мозга, все еще повышенной под влиянием импульсов, приходящих с периферии по афферентным проводникам (рис. 1, д, е). Но по мере того как активность гипоталамуса при болевом раздражении снижается, угасает и биоэлектрическая активность клеток коры головного мозга (рис. 1, ж). Несомненно, что последнее является следствием нарушения кровоснабжения мозга и изменения окислительно-восстанови-

тельных процессов в связи с выпадением функции симпатической нервной системы. Регистрируя наряду с изменениями биоэлектрической активности различных отделов нервной системы кровяное давление в общей сон-

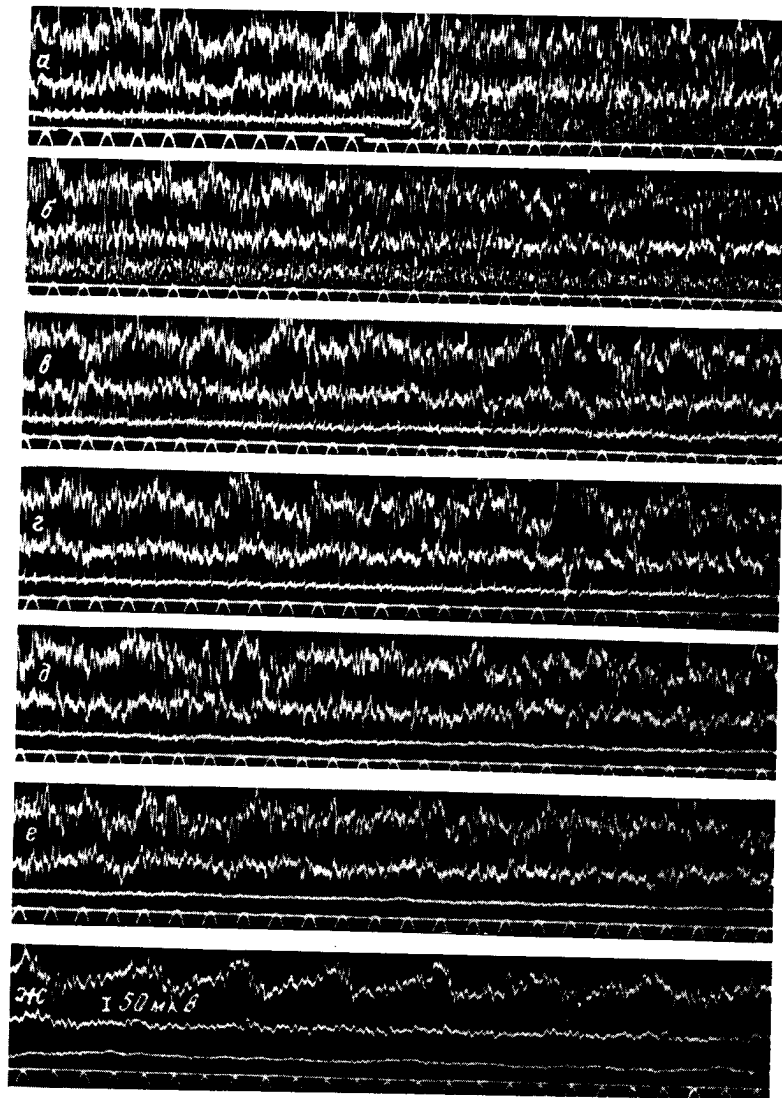


Рис. 1. Изменение биоэлектрической активности различных отделов нервной системы на фоне непрерывного болевого раздражения кишечника.

а — исходный фон «спонтанной» импульсации и начало раздражения; б, в, г, д, е, ж — на фоне непрерывного раздражения. Сверху вниз: биопотенциалы коры головного мозга, гипоталамуса, верхнего шейного симпатического ганглия; отметка раздражения; отметка времени (0.1 сек.).

ной артерии и дыхании, удалось отметить, что непосредственно за нарушением синаптической передачи в ганглиях симпатической нервной системы падает кровяное давление и резко изменяется ритм дыхания.

Установленная последовательность в изменении функционального состояния различных отделов нервной системы при травматическом шоке характерна также и для шокового состояния, вызванного в организме действием другого вида раздражения — больших доз ионизирующей радиации.

При этом также было найдено, что по мере облучения животного дозой до 1000—1200 г вслед за первоначальным повышением биоэлектрической активности (при дозе 100—200—400 г) в различных отделах нервной системы наступают изменения возбудимости в сторону ее снижения (рис. 2, б). И в этом случае торможение развивается в первую очередь в периферической части симпатической нервной системы — в ганглиях (рис. 2, в, г). Затем торможение развивается в гипоталамусе и в мозжечке (рис. 2, з, д). На этом фоне постепенно угасает и деятельность клеток коры головного мозга (рис. 2, д).

Теперь, естественно, возникает вопрос — к чему ведут наступившие изменения в нервной системе при действии чрезмерных раздражений.

В норме, как известно, регуляция трофических процессов в организме со стороны центральной нервной системы осуществляется через посредство ряда нервных и эндокринных аппаратов. Поток импульсов с экстероцепторов, поступая в центральную нервную систему, достигает клеток коры головного мозга, где эти импульсы сочетаются с импульсами, приходящими от интероцепторов. В ответ на раздражение от клеток коры головного мозга идут импульсы на периферию к эффекторным органам. При этом рефлекторно вовлекаются в состояние возбуждения аппараты ниже расположенных уровней нервной системы. Импульсы, передаваемые при рефлекторной деятельности по нейронам симпатической нервной системы, участвуют, как известно, в регуляции жизненно важных процессов — в мобилизации гликогена печени, в повышении работоспособности мускулатуры, в перераспределении крови, в поддержании кровяного давления, в теплорегуляции, в мобилизации гормональных факторов.

В момент же нанесения чрезмерных по силе раздражений в результате перевозбуждения и наступающего затем торможения в симпатической нервной системе передача импульсов из центров на периферию прекращается.

Прекращение потока импульсов через симпатическую систему исключает влияние центральной нервной системы на трофику тканей, которое в норме обеспечивается, в частности, мобилизацией углеводных ресурсов, необходимых для поддержания энергетического баланса, особенно, в момент его нарушения под влиянием экстренных раздражений. Одновременно падает кровяное давление, изменяется кровоснабжение тканей, что ведет к нарушению обмена веществ. На фоне этого снижается активность клеток коры головного мозга и утрачивается адекватное восприятие внешних раздражений, что характерно для развития шокового состояния, со всеми сопутствующими ему изменениями вегетативных и соматических реакций.

О том, что первопричиной развития шокового состояния является нарушение функций симпатической нервной системы, свидетельствуют все трофические расстройства, которые установлены при травматическом шоке как в эректильную, так и в торпидную его фазы в результате большого ряда специальных исследований (Петров, 1947; Банайтис, 1948, и др.) и которые по своему характеру могут быть прямо сопоставлены

в отношении сходства с изменениями, происходящими в организме при десимпатизации.

При шоковом состоянии возникает как бы функциональная десимпатизация, являющаяся следствием полного прекращения передачи им

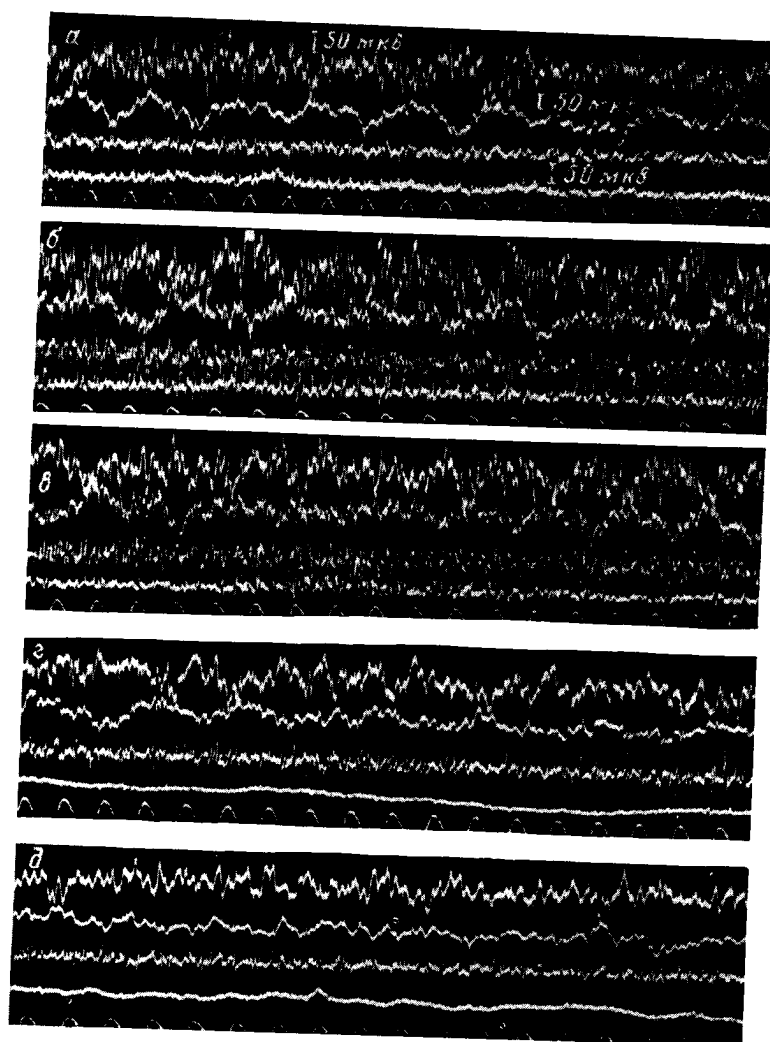


Рис. 2. Изменение биоэлектрической активности различных отделов нервной системы под влиянием ионизирующей радиации.

а — исходный фон «спонтанной» активности; б, в — после действия дозой 400 г; г, д — после действия дозой 1200 г. Сверху вниз: биопотенциалы коры головного мозга, гипоталамуса, мозжечка, верхнего шейного симпатического ганглия; отметка времени (0.1 сек.).

пульсов на периферии — в симпатических ганглиях, с постепенным уменьшением их интенсивности в центральных вегетативных образованиях — гипоталамусе и мозжечке. На фоне нарушения обмена веществ несомненно при этом развивается торможение и клеток коры головного мозга, находящихся непосредственно под влиянием афферентных импульсов, тре-

ующих для своего восприятия и рефлекторной передачи к другим отделам нервной системы определенной затраты клетками энергетического материала и его пополнения. Последнее при нарушении функций симпатической нервной системы становится невозможным и состояние возбуждения корковых клеток сменяется постепенно развивающимся парабактериальным торможением.

Глубина трофических нарушений, связанных первоначально с перевозбуждением симпатической нервной системы, затем с выпадением ее тонуса, усугубляется в дальнейшем еще и тем, что с ослаблением на этом фоне тонуса высших отделов центральной нервной системы, в частности коры головного мозга, усиливается тонус бульбарного центра вагуса. Об этом свидетельствует резко увеличивающаяся импульсация в эфферентных волокнах вагуса. Это влечет за собой новый сдвиг в обмене веществ, связанный уже с повышением деятельности парасимпатической иннервации. На этом фоне наступает постепенно и гибель организма, если не будет принято соответствующих мер.

На рис. 3 представлены изменения в соотношении биоэлектрической активности коры головного мозга, симпатического ганглия и вагуса на фоне болевого раздражения кишечника.

Вслед за первоначальной вспышкой биоэлектрической активности в указанных отделах (рис. 3, б) передача импульсов в волокнах вагуса вначале несколько уменьшается (рис. 3, в). Это связано с тем, что вегетативные центры продолговатого мозга находятся обычно, как установлено, под постоянным тормозящим влиянием импульсов, распространяющихся от нервных клеток коры головного мозга (Смирнов, 1936; Смирнов и Раевский, 1959). При повышении возбуждения клеток коры головного мозга в момент нанесения раздражения это должно проявляться, очевидно, с еще большей силой, о чем можно судить по уменьшению импульсации в эфферентных волокнах вагуса. Но после того как в результате торможения нарушается передача в симпатической нервной системе (рис. 3, г) и снижается активность клеток коры головного мозга, частота и амплитуда импульсов в волокнах вагуса резко возрастает (рис. 3, д, е). При устранении болевого раздражения, когда снова восстанавливается передача возбуждения в симпатической нервной системе, повышается активность клеток коры головного мозга и подавляется активность бульбарного центра вагуса (рис. 3, ж). Повторное нанесение болевого раздражения при угнетении деятельности высших отделов центральной нервной системы опять ведет к повышению импульсации в волокнах парасимпатической нервной системы (рис. 3, з).

Такие же изменения в состоянии возбуждения парасимпатического отдела нервной системы имеют место после развития торможения в симпатической нервной системе с последующим развитием парабактериального торможения в центральной нервной системе и при действии на организм ионизирующей радиации.

На рис. 4 представлено изменение в соотношении процессов возбуждения коры головного мозга, гипоталамуса, верхнего шейного симпатического ганглия и вагуса под влиянием облучения рентгеном. Вслед за первоначальным увеличением интенсивности импульсации во всех отделах нервной системы (рис. 4, б) непосредственно после облучения кролика дозой 1200 г через 10 мин. уменьшается передача возбуждения в волокнах вагуса (рис. 4, в). Но по мере развития торможения в симпатической нервной системе и снижения на этом фоне активности высших отделов центральной нервной системы через 50 мин. активность бульбарного центра

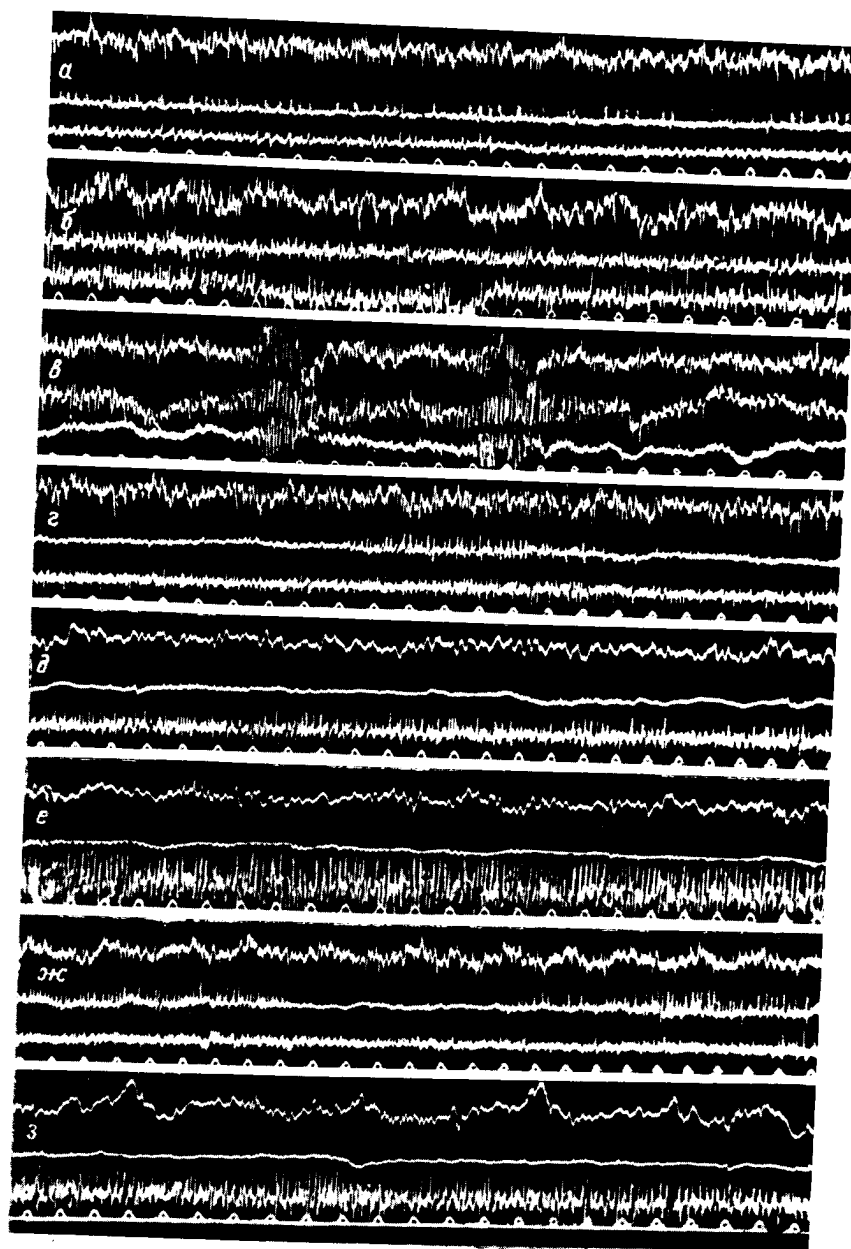


Рис. 3. Изменение биоэлектрической активности на фоне болевого раздражения.

а — исходный фон «спонтанной» биоэлектрической активности; *б, в, г, д, е* — на фоне раздражения; *ж* — при снятии раздражения; *з* — после повторного нанесения раздражения. Сверху вниз: биопотенциалы коры головного мозга, верхнего шейного симпатического ганглия, вагуса; отметка времени (0.1 сек.).

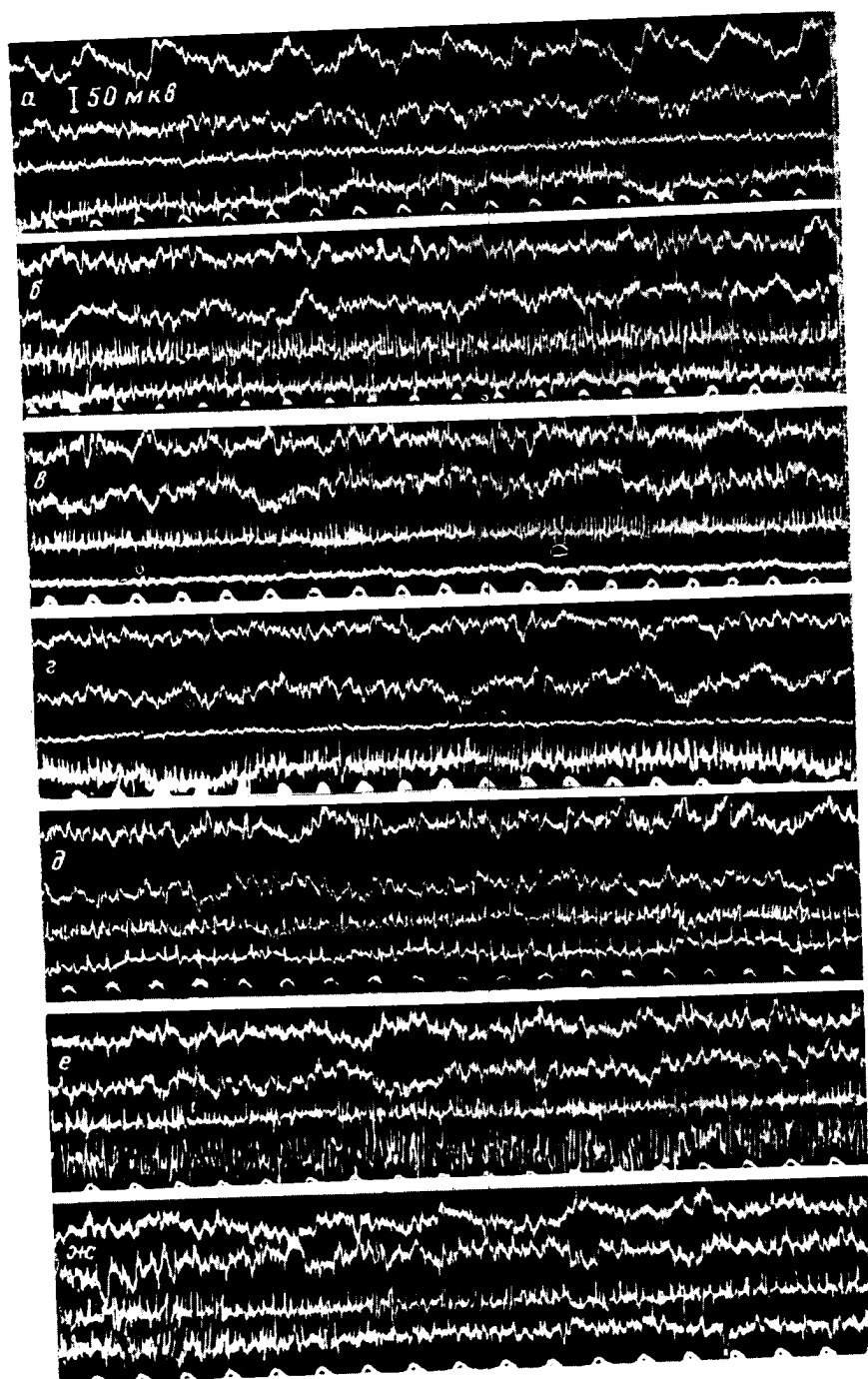


Рис. 4. Изменение биоэлектрической активности под влиянием ионизирующей радиации.

а — исходный фон «спонтанной» биоэлектрической активности; б, в, г — после действия дозы 1200 г; д, е, ж — то же после действия комплексного препарата. Сверху вниз: биопотенциалы коры головного мозга, гипоталамуса, верхнего шейного симпатического ганглия, вагуса; отметка времени (0.1 сек.).

вагуса, напротив, постепенно возрастает и импульсация в волокнах вагуса резко увеличивается (рис. 4, *г*) (объяснение последних кадров рис. 4 см. ниже).

Учитывая, что в основе явлений шока лежит прекращение синаптической передачи нервных импульсов в результате торможения, развивающегося в синапсах симпатической нервной системы вследствие низкой лабильности нервных клеток (Шевелева, 1955, 1956а, 1956б), нам казалось целесообразным применить в борьбе с шоком комплексный препарат, составленный из ряда веществ, повышающих окислительно-восстановительные процессы в субстрате (тиамин, рибофлавин, никотиновая кислота, аскорбиновая кислота, хлористый кальций, спирт, глюкоза). С этой же целью для стимуляции вегетативных центров использовался также эфедрин.

Как показали эксперименты, внутривенные введения кроликам на фоне развившегося торможения комплексного препарата, из расчета 1—2 мл на 1 кг веса, вели к восстановлению передачи импульсов в нервной системе. Это имело место независимо от того, было ли парабитическое торможение вызвано действием чрезмерного болевого раздражения рецепторов или действием ионизирующего облучения. На рис. 5, являющемся непосредственным продолжением рис. 2, видно, что после того как под влиянием действия лучистой энергии развилась полная непроводимость импульсов в ганглиях симпатической нервной системы и резко упала биоэлектрическая активность гипоталамической области и мозжечка, внутривенное введение комплексного препарата сразу же вызвало восстановление синаптической передачи импульсов в симпатической нервной системе (рис. 5, *б*).

Дополнительно введенный кролику внутримышечно эфедрин еще более способствовал усилению биоэлектрической активности симпатического ганглия, гипоталамуса и мозжечка (рис. 5, *в*, *г*). Постепенно на этом фоне увеличивалась интенсивность импульсов и в коре головного мозга (рис. 5, *д*). Повышение лабильности клеток симпатических ганглиев, способствуя восстановлению импульсации в симпатической нервной системе, создавало условия для мобилизации внутренних энергетических ресурсов самого организма, необходимых для повышения функционального состояния клеток центральной нервной системы. Несмотря на имеющиеся последствия в тканях от влияния ионизирующего облучения, восстанавливались гемодинамика, дыхание, картина крови и другие процессы обмена веществ. Выравнивались скорости передачи импульсов во всех отделах нервной системы, включая и парасимпатическую нервную систему, что видно из рис. 4, *д*. Причем было отмечено, что даже увеличение импульсации в эфферентных волокнах вагуса на фоне повышенной активности симпатической нервной системы уже не грозило для организма гибелью, так как в следующий момент процессы возбуждения, при достаточной лабильности всех синаптических аппаратов по нисходящему ряду рефлексов, быстро уравнивались (рис. 4, *е*, *ж*). Все это способствовало восстановлению влияния центральной нервной системы на трофику тканей и выходу организма из патологического состояния.

Такое же стимулирующее влияние комплексного препарата и эфедрина в отношении биоэлектрической активности нервной системы мы наблюдали и при угнетении ее на фоне болевых раздражений кишечника. На рис. 6, как и на рис. 1, по характеру биоэлектрической активности видно, что вслед за нанесением раздражения передача импульсов в результате торможения нарушается вначале в симпатической нервной системе.

рис. 6, в), несмотря на продолжающееся возбуждение клеток коры головного мозга под влиянием афферентных болевых импульсов. Однако после снижения активности симпатической нервной системы снижается биоэлектрическая активность и коры головного мозга.

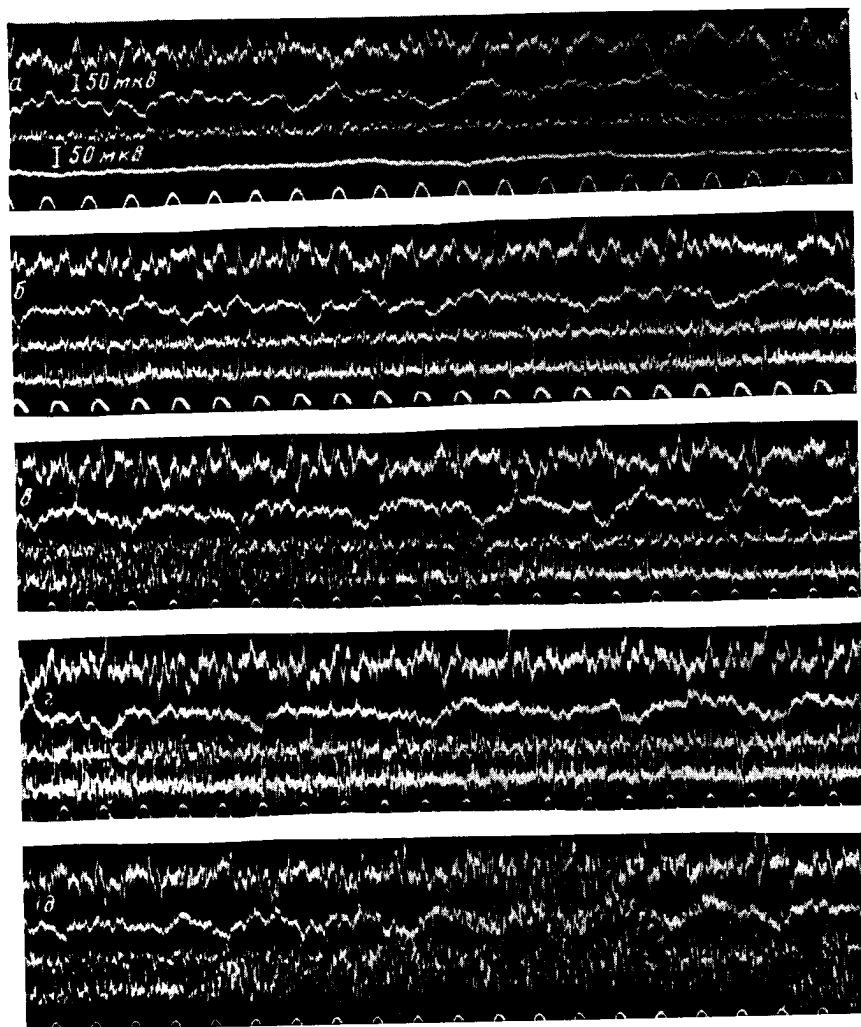


Рис. 5. Восстановление биоэлектрической активности различных отделов нервной системы под влиянием комплексного препарата и эфедрина после угнетения активности предшествующим действием ионизирующей радиации (дозой 1200 г).

а — биоэлектрическая активность до введения веществ; б — после действия комплексного препарата; в, г, д — после дополнительного введения эфедрина. Порядок регистрации потенциалов тот же, что на рис. 2.

Внутривенное введение комплексного препарата привело в первую очередь к восстановлению функционального состояния нервных клеток симпатического ганглия, не находящихся непосредственно под угнетаю-

щим влиянием афферентных импульсов (рис. 6, г, вторая половина). Вслед за этим постепенно восстанавливалась и биоэлектрическая активность корковых клеток, нараставшая, как видно из рис. 6, г, д, с увеличением импульсации в симпатической нервной системе. Все это имело место, несмотря на то, что раздражение интероцепторов кишечника непрерывно продолжалось.

По мере восстановления синаптической передачи нервных импульсов в симпатической нервной системе под влиянием действия комплексного препарата кровяное давление, упавшее при болевом раздражении, восстанавливалось до исходной величины. Возобновлялся и ритм дыхания. Так же, как в опытах с действием ионизирующей радиации, повышение активности симпатико-адреналовой системы под влиянием комплексного препарата на фоне болевого раздражения, нормализуя кровяное давление, вело к улучшению кровообращения, а вместе с тем создавало условия к большей мобилизации энергетических ресурсов. Все это благоприятствовало восстановлению синаптической передачи возбуждения во всех отделах нервной системы и повышению лабильности нервных клеток, в том числе и клеток коры головного мозга, которые, в свою очередь, передавая вновь рефлекторно под влиянием внешнего раздражения импульсы к клеткам вегетативных центров, стимулировали их дальнейшую деятельность уже на новом, повышенном функциональном уровне. Последнее, позволяя мобилизовать достаточные энергетические ресурсы, необходимые для того, чтобы сбалансировать трофические нарушения, вызванные в тканях организма чрезмерным раздражением, создавало условия для адекватной реакции центральной нервной системы на внешние раздражения и выхода организма из шокового состояния.

Таким образом, проведенный электрофизиологический анализ биоэлектрической активности различных отделов нервной системы при действии чрезмерных по силе раздражителей позволил определить звено, в котором по нисходящему ряду рефлексов в первую очередь развивается торможение, исключающее возможность регулирующего влияния со стороны центральной нервной системы на трофику тканей и ведущее к развитию шокового состояния.

С помощью электрофизиологического анализа удалось показать, что действие различных по своей природе раздражителей, значительных по силе, может привести организм к шоковому состоянию, связанному во всех случаях со сходными по своему внутреннему механизму изменениями в нервной системе. Будет ли шок вызван болевым раздражением, действиями ионизирующей радиации или влиянием другого вида раздражителя, в основе шокового состояния прежде всего лежит развитие в нервной системе вслед за перевозбуждением парабихотического торможения, возникающего постепенно в синаптических соединениях нервной системы, от структуры с меньшей лабильностью к структурам с большей лабильностью, от периферических симпатических ганглиев — к коре головного мозга. С этим связана известная последовательность в изменении соматических реакций, для них характерно повышение в первую фазу шока и понижение во вторую фазу шока. Что касается характера вегетативных реакций, то на основании данных электрофизиологического анализа следует иметь в виду, что обе фазы шока связаны с их повышением. В первую фазу эроктильную это обуславливается повышением тонуса симпатико-адреналовой системы. Во вторую — торпидную фазу при выключении деятельности симпатической нервной системы и последующем снижении тонуса центральной нервной системы это обуславливается повышением

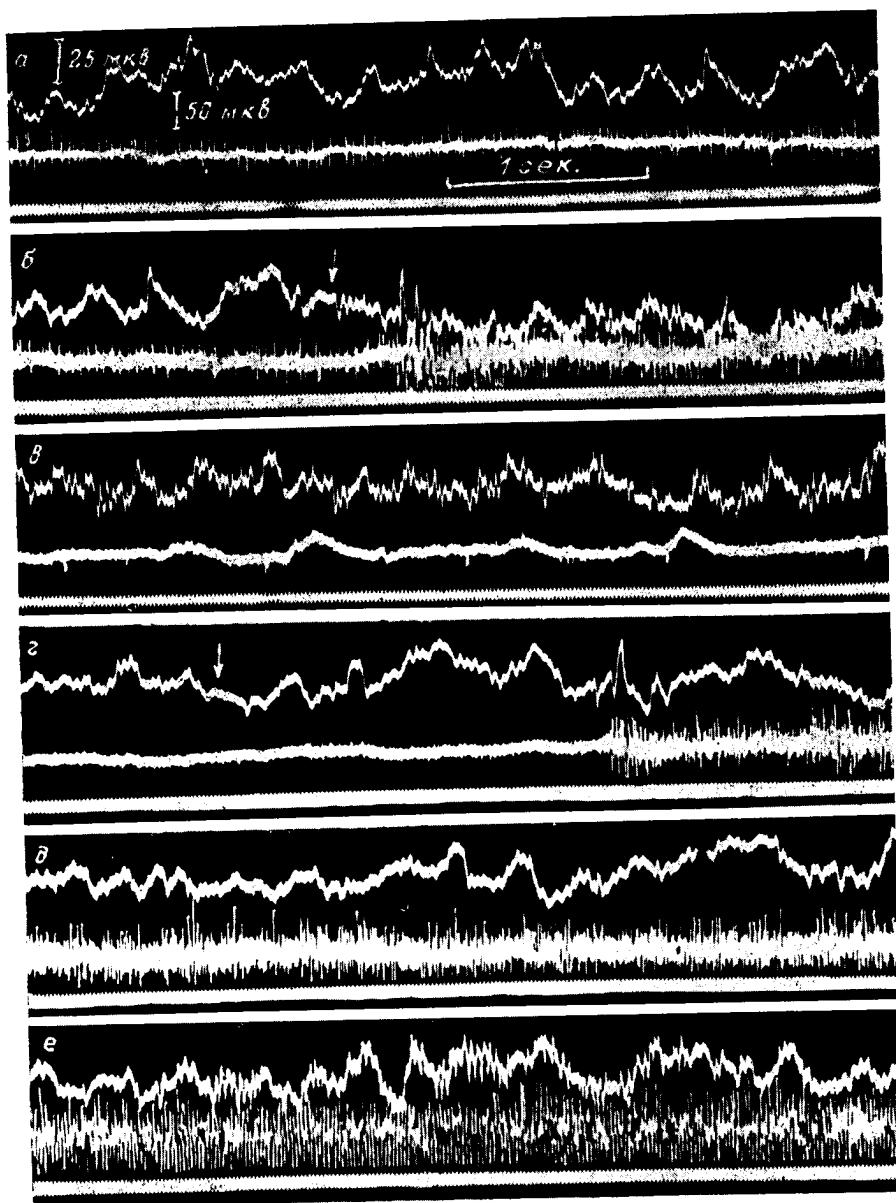


Рис. 6. Восстановление биоэлектрической активности различных отделов нервной системы под влиянием комплексного препарата на фоне болевого раздражения кишечника.

а — исходный фон до нанесения болевого раздражения; *б* — изменение биоэлектрической активности под влиянием болевого раздражения (момент нанесения раздражения отмечен стрелкой); *в* — биоэлектрическая активность на фоне резкого болевого раздражения; *г*, *д*, *е* — на фоне болевого раздражения после введения в кровь комплексного препарата (момент введения отмечен стрелкой). *Сверху вниз*: биопотенциалы коры головного мозга, верхнего шейного симпатического ганглия; отметка времени (0.1 сек).

тонуса парасимпатической нервной системы. Как удалось проследить, это имеет место при самых различных видах шока. Общность реакций нервной системы на различные по типу раздражения обуславливается, несомненно, наличием определенных закономерностей в соотношении процессов возбуждения между различными отделами нервной системы, которые устанавливаются по мере образования их в процессе эволюции нервной системы. Это должно быть учтено как при оценке безусловно-и условнорефлекторной деятельности организма в норме, так и при развитии патологических реакций.

ЛИТЕРАТУРА

- А с р а т я н Э. А. Очерки по этиологии, патологии и терапии травматического шока. Медгиз, М., 1945.
- Б а б у к В. В. Травматический шок и острые кровопотери. Гос. изд. БССР, Минск, 1953.
- Б а н а й т и с С. И. Травматический шок в эксперименте, клинике и практике военно-полевой хирургии. Гос. изд. энцикл., словарей и научн. лит., Каунас, 1948.
- Б о г о м о л е ц А. И., Тр. Конфер. по пробл. шока, Киев, 1937.
- Б у р д е н к о Н. Н., Клинич. медиц., т. XVI, № 2, 1938.
- В и ш н е в с к и й А. В., Собр. трудов, т. III, Изд. АМН СССР, М., 1950.
- О р б е л и Л. А., Военно-медиц. сб., I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1944.
- О р б е л и Л. А., Военно-медиц. сб., II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1945.
- О р б е л и Л. А., Военно-медиц. сб., III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1946.
- П е т р о в И. Р. Шок и коллапс. Изд. ВММА, Л., 1947.
- П е т р о в И. Р., сб. «Проблемы физиологии центральной нервной системы», посвящ. 70-летию со дня рожд. акад. К. М. Быкова, Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.
- С м и р н о в А. И. Архив биол. наук, т. 44, в. 1, 1936.
- С м и р н о в А. И. и В. С. Р а е в с к и й, сб. «Вопросы регуляции дыхания в норме и патологии», Изд. АМН СССР, М., 1959.
- Ш е в е л е в а В. С., Докл. Акад. наук СССР, т. 102, № 1, 1955.
- Ш е в е л е в а В. С., Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 2, 1956а.
- Ш е в е л е в а В. С., Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 6, 1956б.

В О П Р О С Ы
ФИЗИОЛОГИИ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ
И ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНЫХ СИСТЕМ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

О ЗАВИСИМОСТИ ЭФФЕКТА ГОРМОНАЛЬНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ ОТ СОСТОЯНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Э. Ш. АЙРАПЕТЬЯНЦ, Л. И. ЛЕБЕДЕВА и И. М. ФЕЛЬБЕРБАУМ

(Лаборатория интероцептивных условных рефлексов.
Заведующий — Э. Ш. Айрапетьянц)

За последние годы одним из авторов (Айрапетьянц, 1952, 1957) описаны закономерно наступающие изменения в интероцепции в связи с развитием в центральной нервной системе того особого состояния повышенной возбудимости, которое Н. Е. Введенский назвал истериозисом (1901, 1912). В одной из серий указанных исследований выявлены также и нарушения в гормональной системе, в частности изменение специфических эффектов, вызываемых введением фолликулина и инсулина.

Исследования проводились в условиях острого опыта на кошках. Истериозис вызывался длительным тетаническим раздражением малоберцового нерва. Пороги определялись с противоположного одноименного нерва с регистрацией сокращения полусухожильной мышцы.

Опыты с фолликулином. Эксперименты поставлены на 34 кошках под уретановым наркозом (10%-й раствор внутривенно). Всем животным фолликулин вводился предварительно. В одной группе в течение 2—3 дней в дозах от 200 до 1200 МЕ в два приема; в промежутке между 2-м и 14-м днями после последней инъекции осуществлялись собственные опыты. В другой группе фолликулин вводился в течение 3—10 дней в ежедневных дозах по 50—200 МЕ, а опыт осуществлялся на следующий день после последней инъекции. Рефлекторные реакции регистрировались по изменениям дыхания и уровня кровяного давления (в сонной артерии) в ответ на введение раздражителей — ацетилхолина и хлористого калия в гуморально изолированные и перфузируемые рога матки или участок тонкого кишечника. В части опытов рефлексы исследовались при механических раздражениях слизистой мочевого пузыря путем его растяжения определенным объемом воздуха.

Прежде всего отметим, что у фолликулинизированных кошек еще до начала тетанизации при действии растворами ацетилхолина и хлористого калия на рецепторы матки наблюдалось усиление сердечно-сосудистых рефлексов. Далее оказалось, что у большинства фолликулинизированных животных истериозис развивался очень быстро, что выражалось в резком падении порогов возбудимости пробного нерва и извращении рефлекторных реакций мышц-антагонистов. На рис. 1 показана сравнительная скорость наступления истериозиса у кошек с фолликулининым насыщением и нормальным содержанием этого гормона в крови. В этих условиях, чтобы вызвать пороговый эффект — минимальный подъем кровяного давления, достаточно было ввести в перфузируемые сосуды

матки 1 мл 0.62%-го раствора KCl. Более высокие концентрации KCl соответственно вызывали большой эффект, однако чувствительность матки постепенно снижалась, хотя уровень истериозиса оставался высоким. То же самое можно было зарегистрировать при действии растворов ацетилхолина.

Для иллюстрации опишем типичный опыт. Так, например, кошке за 7 дней до опыта введен фолликулин в дозе 800 МЕ. Перед тетанизацией раствор ацетилхолина 10^{-7} и 10^{-6} вызвал резко усиленный эффект (по сравнению с обычными реакциями, наблюдаемыми у нефолликулинизированных кошек) (рис. 2, А и Б).

Спустя 3 ч. 20 м. и 4 ч. 50 м. после начала тетанизации, вызвавшей стойкое повышение возбудимости нервных центров, рефлекс на раздражение рецепторов матки теми же концентрациями ацетилхолина был меньше по сравнению с нормой (Андрияйнен 1950а, 1950б) (рис. 2, А и Б).

В другом варианте раздражение рецепторов матки вызывалось растворами хлористого калия. Кошке за 8 дней до опыта был введен фолликулин в дозе 900 МЕ.

До начала тетанизации раздражение рецепторов матки 1 мл 0.25%-го раствора KCl было ограничено только пороговым прессорным эффектом, как и у интактных животных.

Тетанизация соматического нерва уже через 15 мин вызвала падение порога возбудимости пробного нерва на 9 см шкалы индукционной катушки. В этом состоянии через 35 мин. после начала повышения возбудимости в нервных центрах при добавлении раствора хлористого калия той же концентрации в перфузат сосудов рога матки наблюдалось не только чрезвычайное усиление рефлекторного ответа, но, что весьма характерно, и извращение эффекта — падение кровяного давления. Вместе с этим на фоне продолжающейся тетанизации и стойкого истериозиса, например спустя 2 ч. 50 м. и 5 ч. 15 м., повторные пробы с раздражением хлористым калием рецепторов матки не производили прежнего действия — рефлекторная реакция оказалась резко ослабленной и даже меньшей, чем до тетанизации (рис. 3). При развитии же истериозиса у нефолликулинизированных кошек введение в сосуды матки хлористого калия вызывало обычный пороговый прессорный эффект (Андрияйнен, 1950а, 1950б).

Являются ли эти явления строго специфичными для рецепторов матки или подобного рода реакции могут быть уловлены и при раздражении других внутренних органов? Для ответа на этот вопрос были проведены опыты также на фолликулинизированных кошках, но при раздражении теми же веществами рецепторов кишечника или при раздражении механорецепторов мочевого пузыря. Результаты оказались идентичными.

Приведем один из примеров. Кошке в течение 8 дней вводился фолликулин в дозе 50 МЕ ежедневно. До тетанизации проба различных концентраций раствора хлористого калия, вводимых каждый раз в объеме 1 мл,

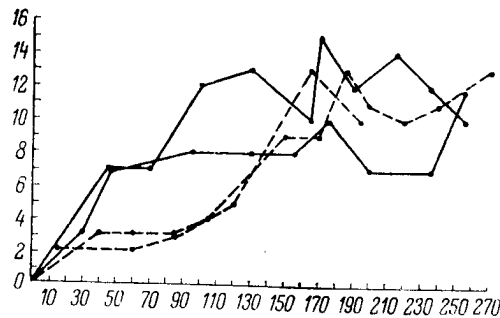


Рис. 1. Развитие истериозиса у двух фолликулинизированных (сплошные линии) и двух контрольных (пунктирные линии) кошек.

По оси абсцисс — время в мин. после тетанизации; по оси ординат — отклонения порогов возбудимости пробного нерва от исходной (перед началом тетанизации) величины в см индукционной катушки.

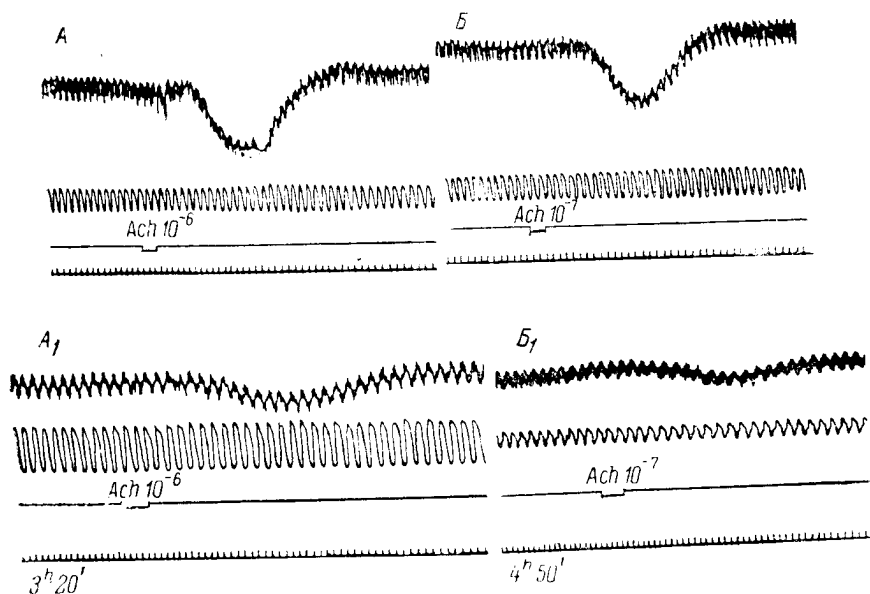


Рис. 2. Ослабление эффектов при действии ацетилхолина на рецепторы сосудов матки у фолликулинизированных кошек во время истернозиса. А и В — до тетанизации; А₁ и В₁ — после начала тетанизации. Сверху вниз: кровяное давление; дыхание; отметка раздражения; отметка времени (1 сек.).

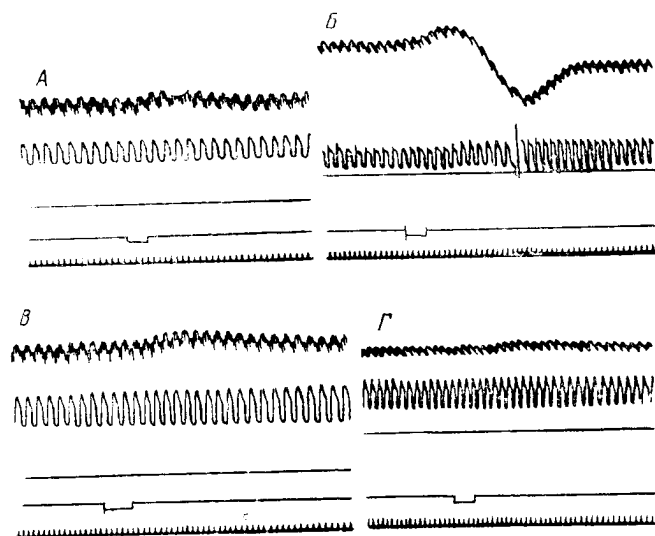


Рис. 3. Усиление, а затем ослабление эффектов при действии KCl (0.25%-й) на рецепторы сосудов матки фолликулинизированных кошек во время истернозиса.

А — до тетанизации; В — через 35 мин.; В₁ — через 2 ч. 50 м. и Г — через 5 ч. 15 м. после начала тетанизации. Сверху вниз: кровяное давление; дыхание; нулевая линия; отметка раздражения; отметка времени (1 сек.).

в перфузат участка тонкого кишечника, вызывала повышенный эффект, при этом концентрация 0.125%-го раствора оказывала надпороговое действие (рис. 4, А, В, В, Г). Однако после тетанизации и в разные сроки развития истериозиса повторные пробы раздражений хеморецепторов обнаруживают снижения рефлекторных ответов (рис. 4, А₁, В₁, В₁, Г₁).

Таким образом, при дополнительном введении в организм фолликулина повышается возбудимость нервных центров, на этом фоне тетанизация афферентных нервов весьма быстро завершается явлением истериозиса. Состояние истериозиса у фолликулинизированных кошек в начальной

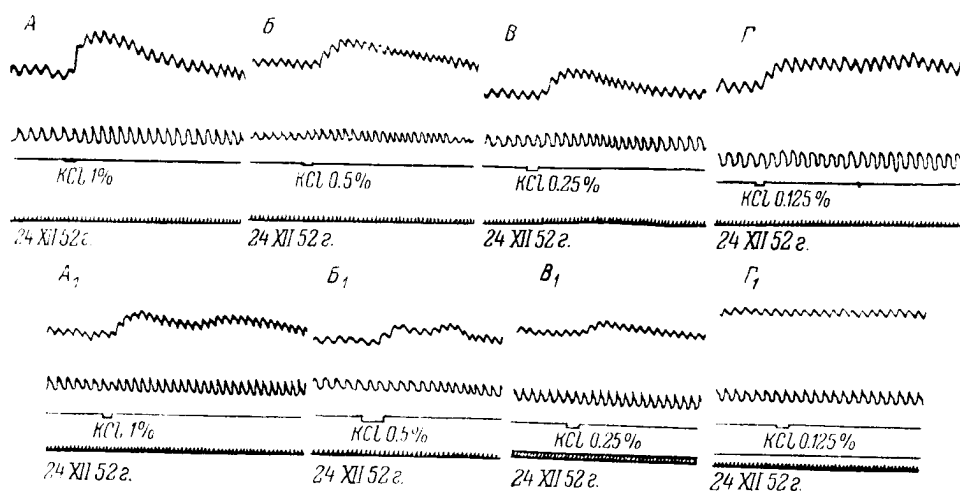


Рис. 4. Действие KCl на рецепторы сосудов кишечника фолликулинизированных кошек при истериозисе.

А, В, В и Г — до тетанизации; А₁, В₁, В₁, Г₁ — после начала тетанизации. Обозначения те же, что на рис. 1.

стадии выражается в повышении возбудимости хеморецепторов сосудов матки, кишечника и механорецепторов мочевого пузыря. Но с дальнейшим развитием истериозиса наступает угнетение центров, вследствие чего интероцептивные раздражения оказываются в той или иной степени блокированными, неспособными вызвать адекватной силы рефлексы на сердечно-сосудистой системе.

Нельзя не видеть в описываемом явлении одну из форм пессимального торможения по Н. Е. Введенскому. Здесь важно подчеркнуть, что сверхнормальной силы и продолжительности гормональные стимуляторы и длительно действующие экситаторные раздражения нерва, каждый в отдельности, приводят нервные центры к чрезмерно высокой лабильности. Но именно поэтому одновременное и суммирующее перенапряжение нервных процессов становится критическим, еще более углубляющим патологию нервно-гуморальных соподчинений.

Опыт с инсулином. В другой серии исследований было изучено влияние состояния истериозиса на регуляцию поступления сахара в кровь. Эксперименты проведены на 27 кошках под пентоталовым наркозом (внутрибрюшинно 70 мг на 1 кг веса животного). Сахар крови определялся по способу Хагедорна—Иенсена. Кровь бралась из яремной вены. Контрольные анализы в условиях пентоталового наркоза и многократных раздражений малоберцового нерва показывали гипергликемию в пределах

60 мг% сахара. Тетанизация нерва и после выявления истериозиса длилась до 10 часов.

В большинстве опытов были прежде всего обнаружены сопряженные отношения между фазами истериозиса (экзальтационной и тормозной) и поступлением сахара в кровь.

Не касаясь деталей, укажем, что в ряде опытов уже в первые часы развивающегося истериозиса происходит резкое нарушение углеводного обмена, выражающееся в сильном увеличении поступления сахара в кровь, до 400—410 мг% (рис. 5).

При быстром нарастании уровня возбудимости нервных центров столь же быстро развивается гипергликемия, однако гипергликемиче-

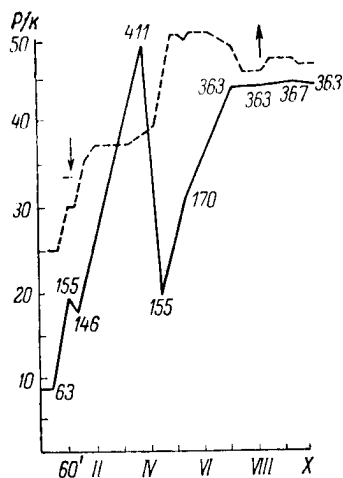


Рис. 5. Гипергликемия при истериозисе.

Прерывистая линия — пороги пробного малоберцового нерва; сплошная линия — кривая сахара крови. Стрелки обозначают момент включения и выключения тетанизации.

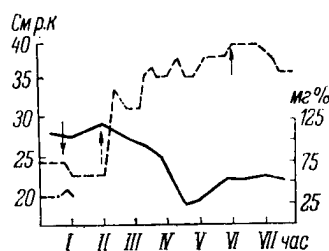


Рис. 6. Снижение поступления сахара в кровь при введении инсулина во время истериозиса.

Обозначения те же, что на рис. 5. Стрелка пунктиром — момент введения инсулина.

ский пик может и не удержаться в течение длительного времени, и тогда содержание сахара в крови начинает резко уменьшаться. Если же высокая возбудимость центров продолжает стойко сохраняться (экзальтационная фаза), то вновь наблюдается усиленное поступление сахара в кровь. Несомненно, волнообразность сахарной кривой отражает явление противоборствования защитных регуляторных нервно-гуморальных механизмов с нарастающей гипергликемией. Эти соотношения появляются в разных вариантах, в соответствии с конкретными условиями развития истериозиса. С падением возбудимости нервных центров сахарная кривая медленно возвращается к норме и, что характерно, может перейти в гипогликемическую. Опыты, таким образом, обнаруживают общую закономерность: чрезмерная повышенная возбудимость нервных центров, в нашем случае вызванная длительным прерывистым раздражением чувствительного нерва, вызывает глубокие сдвиги в углеводном обмене в виде резко выраженной гипергликемии.

Отражается ли состояние истериозиса также и на инсулиновом эффекте или, иначе говоря, нарушается ли в описанном эксперименте деятельность инсулярного аппарата поджелудочной железы? Упомянутая выше волнообразность сахарной кривой, естественно, привела дальнейшие исследования к постановке опытов с инсулином.

Контрольными опытами были исключены возможные сомнения в специфическом вмешательстве пентоталового паркоза на влияние инсулина на содержание сахара в крови. Эксперименты проводились в двух следующих вариантах. В первом — на фоне развившегося истериозиса инсулин вводился (подкожно 20 МЕ) спустя 1 или 2 часа после начала тетанизации — в период начала крутого подъема гипергликемической реакции. Во втором — спустя 5—6 часов после начала тетанизации. Результаты оказались следующими.

Инсулин проявлял свое действие, т. е. вызывал снижение поступления сахара в кровь только в начальном периоде истериоза. Можно в этом варианте отметить, что через 4 часа после введения инсулина содержание

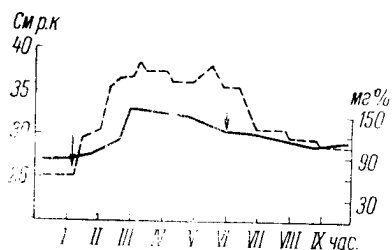


Рис. 7. Отсутствие гипогликемического эффекта на введение инсулина.

Обозначения те же, что на рис. 5 и 6.

сахара крови постепенно уменьшалось (рис. 6). И это несмотря на то, что истериозис сохранялся: возбудимость в центрах продолжала нарастать в связи с продолжающейся тетанизацией нерва. Однако, если инсулин вводится в кровь после продолжительной, 5—6-часовой, тетанизации, то его действие оказывается безрезультатным: содержание сахара крови остается повышенным (рис. 7). Следовательно, на фоне уже далеко зашедших нарушений углеводного обмена, вызванных стойко удерживающейся повышенной возбудимостью нервных центров, та же доза инсулина, которая в началь-

ной стадии истериозиса вызывает гипогликемию, теперь не способна вызвать гипогликемический эффект.

Дальнейшие наши исследования посвящены выяснению причины столь резкого блокирования инсулинового аппарата. В качестве предположения можно указать на особую роль адреналина в развитии нарушений углеводного обмена при истериозисе.

В следующем сообщении будут сопоставлены и проанализированы факты блокирования инсулина в связи с количественным определением адреналина в крови при истериозисе.

Из приведенного материала и обнаруженных закономерностей с очевидностью можно заключить, что состояние возбудимости нервных центров оказывает влияние на действие гормонов, но наряду с этим характер гормональных влияний зависит не только от степени нарушения деятельности нервных центров, но и от фактора времени: так, инсулин в начале развития истериозиса мог еще вызвать гипогликемию, вопреки сохраняющейся повышенной возбудимости нервных центров, но дальнейшее влияние истериозиса сказалось на патологически развившихся разнообразных обменных процессах, потянувших за собой такие нарушения, в борьбе с которыми роль инсулина — при прочих равных условиях — оказалась ограниченной.

Наши опыты показывают, что в начальной стадии развивающегося или установившегося истериозиса нарушения деятельности того или иного секреторного органа так или иначе как бы сопровождают патологию в нервных центрах. Однако в результате падения возбудимости в нервных центрах или в условиях выключенной тетанизации нерва при дальнейшем развитии истериозиса ход гормональных нарушений будет диссоциировать с состоянием возбудимости нервных центров.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш. Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.
Айрапетьянц Э. Ш., Физиол. журн. СССР, т. XLIII, № 12, 1957.
Андрейнен О. А., ДАН СССР, т. XX, № 2, 1950а.
Андрейнен О. А., ДАН СССР, т. XX, № 3, 1950б.
Введенский Н. Е., Русск. врач, № 22, 1912.
Введенский Н. Е. (1901—1920), Полн. собр. соч., т. IV, Изд. ЛГУ, Л., 1953.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**РЕГУЛЯЦИЯ СЕКРЕТОРНОЙ И МОТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ**

И. А. БАРЫШНИКОВ

(Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных.
Заведующий — И. А. Барышников)

Лактация есть функция всего организма. Как показали исследования нашей лаборатории (Добрякова, 1954; Скворцова, 1955; Сулейманова 1955; Кокорина, 1955), лактация зависит от уровня кормления, газоэнергетического обмена, кровообращения, деятельности желез внутренней секреции. Наконец, в последние годы показано, что молочная продуктивность находится в тесной связи с типологическими особенностями высшей нервной деятельности (Валдма, 1954, 1957; Кокорина, 1955, 1958а, 1958б; Айзинбудас, 1957).

В деятельности молочной железы необходимо различать две взаимосвязанные стороны: секреторную и моторную. В секреторной функции существует две фазы: 1) молокообразование (синтез молока) и 2) секреция молока (молокоотделение или отторжение верхушечной части железистых клеток в полость альвеол). В моторной функции также различаются две фазы: 1) молоковыведение или накопление и распределение молока в емкостной системе в протоках и цистерне и 2) молокоотдача как ответная реакция на сосание или доение при обязательном участии окситоцина, ведущая к более или менее полному освобождению вымени от молока.

Большинство физиологов и биохимиков признает, что молоко образуется между дойками, но как осуществляется синтез молока — этот вопрос еще не разрешен. Исследованиями В. Н. Никитина (1937, 1953) достаточно подробно изучены предшественники молока. В частности, считалось, что предшественниками молочного жира являются нейтральные жиры, липиды, глюкоза крови. Однако работами Г. И. Азимова (1955), В. Н. Никитина с сотрудниками (1956), Г. А. Бондаренко и Т. П. Черник (1956) и других было установлено, что в образовании молочного жира у жвачных важное значение имеют продукты брожения в рубце. Так, например, уксусная кислота оказывается промежуточным звеном в образовании молочного жира. Синтез составных частей молока (лактозы, молочного жира и казеина), как отмечал В. А. Энгельгардт (1950), осуществляется с помощью соответствующих ферментов, но нам неизвестно, каким образом протекают ферментативные процессы в молочной железе. В процессе молокообразования важнейшая роль принадлежит эндокринным факторам.

Исследованиями нашей лаборатории (Сулейманова, 1955) было показано, что выключение щитовидной железы вызывает снижение удоя

резкое падение жирности молока. Скармливание йодированного казеина (содержащего около 2% тироксина) восстанавливает удои и повышает жирность молока. Под влиянием изолированного казеина изменяются физиологические свойства молочного жира (Кокорина, 1955). М. А. Нерасова (1955) получила некоторые данные, свидетельствующие об участии адреналина в стимуляции секреторного процесса молочной железы.

Одной из важнейших задач является изучение роли гипофиза в процессах лактации у коз и коров, так как опыты на лабораторных животных показывают, что гипофизэктомия вызывает прекращение лактации (Gomez a. Turner, 1937, и др.). К выяснению роли гормонов в молокообразовательном процессе мы подошли косвенным путем. В опытах Г. Б. Тверского (1957) было проведено изучение влияния полной денервации молочной железы на секрецию молока. Ранее Г. Б. Тверской (1953) показал, что оставление молока в альвеолярном отделе тормозит секреторный процесс. Доеение же депервированного вымени не вызывает рефлекса молокоотдачи и опорожнения альвеолярного отдела от молока. Следовательно, поскольку после денервации вымени доение уже не могло вызывать выделения окситоцина из неврогипофиза, изгнания молока из альвеолярного отдела в цистерну можно было добиться путем введения питуитрина в каждую дойку (по 1 мл ампульного раствора на козу). Опыты показали, что в условиях денервации обеих молочных желез секреция молока может сохраняться на исходном уровне и даже превышать его, если во время доения происходит опорожнение альвеолярного отдела от молока. Оказалось, что жирность молока в 3-ю декаду после денервации вымени у 2 коз была даже несколько выше исходной, а у 2 других — несколько ниже. В декаду наивысшего удоя жирность молока у всех коз была несколько ниже исходной, а суточная продукция молочного жира значительно превышала исходный уровень. Приведенные факты позволили заключить, что денервация молочных желез не отражается сколько-нибудь существенно на процессе образования молочного жира при условии опорожнения альвеолярного отдела от молока. Следовательно, непосредственным стимулом молокообразования является опорожнение альвеол. Опорожнения альвеол можно достигнуть с помощью питуитрина и доения, а в некоторых случаях — лишь посредством массажа и тщательного доения.

Можно было предполагать, что опорожнение альвеол стимулирует секрецию аксон-рефлекторно, однако гистологические исследования, если не считать единственных данных Л. В. Олеandrova (1935), не обнаружили ни нервных клеток, ни нервных волокон в депервированных железах. Следовательно, аксон-рефлекторные влияния не могут осуществляться. Остается другой путь стимуляции молокообразования — это путь гормональный.

Важная роль аденогипофиза в поддержании секреции молока не подлежит сомнению, но пути регуляции выделения его гормонов остаются неясными. Двусторонняя шейная симпатэктомия, как показали опыты Г. Б. Тверского (1957), вызывает длительные и глубокие нарушения молокообразовательного процесса. Это давало основание предполагать, что падение секреции молока в подобных случаях связано с нарушением гормонообразовательной деятельности аденогипофиза. Если гормонообразовательная деятельность аденогипофиза находится под регулирующим влиянием нервной системы, то возникают следующие вопросы: 1) стимулируется ли инкретия гормонов аденогипофиза за счет рефлексов, возникающих при сосании или при опорожнении емкостной системы железы от молока, и 2) является ли этот механизм единственным или же сущест-

вуют и другие пути стимуляции инкреторной деятельности аденогипофиза поддерживающие лактационный процесс.

На первый из поставленных вопросов о рефлекторных влияниях с молочной железы на функцию аденогипофиза получен ответ зарубежными авторами (Selye, 1934; Reese a. Turner, 1937) в опытах на лабораторных животных (мыши, крысы) и только в отношении одного гормона — пролактина. В нашей лаборатории В. Ф. Викторов путем смены пометов добился удлинения лактации у крыс на протяжении нескольких месяцев. Таким образом, стимулы сосания у лабораторных животных оказывают влияние на деятельность аденогипофиза. По данным Котса, Крихтона, Фолли и Йонга (Cotes, Crichton, Folley a. Young, 1949), роль пролактина в лактационном процессе крайне незначительна, тогда как соматический гормон (гормон роста) играет более существенную роль в лактации. Это действие они рассматривают как опосредованное через изменения углеводного обмена.

Но вернемся к опытам Г. Б. Тверского с денервацией вымени у коз. Как было отмечено, после денервации обеих молочных желез секреция молока сохранялась на исходном уровне и даже превышала его, т. е. в отсутствие прямых нервных влияний с молочной железы на аденогипофиз. Эти данные не позволяют, конечно, отрицать в норме роли прямых нервных влияний с молочной железы на аденогипофиз в регуляции его функции, но они свидетельствуют о том, что наряду с прямыми нервными влияниями существуют иные механизмы, стимулирующие инкрецию гормонов аденогипофиза, обеспечивающих поддержание секреции молока в ходе установившейся лактации.

Согласно исследованиям Сгоруис и Мейтеса (Sgouris a. Meites, 1952), в ходе синтетической деятельности секреторные клетки молочной железы поглощают или инактивируют лактогенный гормон. По мнению авторов, падение концентрации гормонов аденогипофиза в крови будет стимулировать образование и выход в кровь новых порций гормонов. Как известно, такой же механизм регуляции существует между аденогипофизом и щитовидной железой, аденогипофизом и половыми железами.

Таким образом, в норме регуляция молокообразования происходит следующим путем. Стимулы доения вызывают рефлекс молокоотдачи (с участием окситоцина), в результате которого происходит опорожнение альвеолярного отдела вымени от молока. Опорожнение альвеол от молока стимулирует секреторную деятельность клеток молочной железы. В ходе синтетической деятельности клетки молочной железы поглощают из крови гормоны аденогипофиза. Концентрация гормонов в крови падает, что является стимулом для образования новых порций гормонов. Таков механизм гормональной регуляции молокообразования. Нельзя сомневаться в том, что в норме и прямые нервные влияния с молочной железы также оказывают существенное влияние на функцию аденогипофиза, однако необходимы дальнейшие исследования этого механизма.

Ранее Г. А. Цахаев в нашей лаборатории в опыте на одной козе показал, что полная перерезка спинного мозга на уровне D_{XII} вызывает прекращение лактации к 20-му дню после операции. На основании этого опыта было сделано заключение, что секреция молока поддерживается за счет рефлекса, афферентный путь которого проходит в спинном мозгу. Учитывая, что опыт Г. А. Цахаева был поставлен на одной козе и что полученные им данные противоречили исследованиям Гольца и Эвальда (Goltz u. Ewald, 1894) и Н. Ф. Попова (1950), которые наблюдали секрецию молока после перерезки или удаления спинного мозга у собак, необходимо

было вновь вернуться к изучению влияния полной перерезки спинного мозга на секрецию молока у коз. Г. Б. Тверской в опыте на 6 козах изучил влияние полной перерезки спинного мозга на секрецию молока. Опыт был поставлен в двух вариантах. В первом варианте спинной мозг был перерезан у 3 коз первого окота (первородящих животных), тотчас после родов до первого доения. Этот вариант опыта был поставлен для того, чтобы полностью исключить возможность поддержания секреции молока после перерезки спинного мозга за счет условнорефлекторных влияний, связанных с процедурой доения. Во втором варианте опытов спинной мозг был перерезан у 3 коз, которых до этого в данную лактацию уже доили. В обоих вариантах опыта доение после перерезки спинного мозга производилось без введения питуитрина. Выдаивалась цистернальная порция молока, затем производился тщательный массаж вымени и выдаивалось изгнанное во время массажа из альвеолярного отдела в цистерну молоко.

Оба варианта опытов показали, что секреция молока после полной перерезки спинного мозга сохраняется. В первом варианте опытов секреция молока изучалась в течение 4 мес. после полной перерезки спинного мозга. Объем секреции молока за первые 120 дней лактации после полной перерезки спинного мозга составил в среднем у 3 коз 213 кг. У 4 интактных первоокотных коз, находившихся на таком же рационе, что и оперированные, объем секреции молока за первые 120 дней лактации составил в среднем 220.8 кг. Таким образом, уровень секреции молока у коз с полной перерезкой спинного мозга существенно не отличался от уровня молокообразования у интактных животных.

Результаты этой работы свидетельствуют о том, что целостность афферентных путей с вымени, проходящих в спинном мозгу, не является необходимой для поддержания высокого уровня молокообразования.

Опыты Г. А. Цахаева и Г. Н. Павлова с денервацией половины вымени и опыты Г. Б. Тверского с денервацией всего вымени (обеих молочных желез) свидетельствуют о том, что лишение молочной железы афферентной иннервации не отражается на объеме секреции молока и молочного жира. Можно было ожидать, что регулирующее влияние афферентных нервов на секреторный процесс выявится в условиях меняющейся функциональной активности секреторных клеток молочной железы. Чтобы проверить эти предположения, Г. Б. Тверской выполнил две работы. В одной работе, проведенной с участием студентов Л. И. Левиной и Ю. И. Шиянова, для изменения функциональной активности молочной железы был использован прием уменьшения и последующего увеличения кормления животных. Изменение кормления вызывало соответствующее изменение концентрации предшественников молока в крови, что обуславливало изменение функциональной активности секреторных клеток молочной железы.

Опыт был поставлен на 4 козах. Вначале было изучено изменение удоя и секреции молочного жира, казеина, лактозы, суммарной продукции сухого вещества молока в двух интактных железах каждой козы. Затем одна половина молочной железы была денервирована. Операция денервации проводилась таким образом, что все ткани, соединяющие денервируемую железу с телом животного и соседней железой, перерезались, за исключением крупных сосудов. С крупных сосудов снималась наружная оболочка, и их стенки тщательно протирались 5%-м водным и спиртовым растворами карболовой кислоты. Из всех видимых нервов вырезались куски длиной в 2—4 см. О полноте денервации можно было судить по отсутствию болевой и температурной чувствительности кожи сосков и вы-

мени, отсутствию рефлексов молокоотдачи и отсутствию болевой двигательной реакции на вдувание в вымя стерильного воздуха. После денервации вновь было изучено изменение секреции молока и его составных частей в интактной и денервированной половинах вымени в условиях изменения кормления. Опыты показали, что денервация не вызвала изменений секреции молока и его составных частей в оперированной железе по сравнению с интактной в условиях изменения кормления.

Таким образом, изменение функциональной активности молочной железы путем изменения кормления не позволило обнаружить регулирующей роли эфферентной иннервации молочной железы в молокообразовательном процессе.

В другой работе Г. Б. Тверской для изменения функциональной активности секреторных клеток молочной железы использовал введение козам инсулина, который существенно увеличивает продукцию молочного жира, влияя преимущественно на обменные процессы, связанные с образованием предшественников молочного жира в организме. Необходимо было выяснить, вызовет ли инсулин увеличение продукции молочного жира в денервированной железе и будет ли в этом случае увеличение таким же, как в интактной железе. Опыт был поставлен на 5 козах первой и третьей лактации. Дозировка инсулина у разных коз была различной. Она определялась результатами его влияния на продукцию молочного жира. Введение инсулина вызвало увеличение процента молочного жира, по сравнению с исходным периодом, у 3 коз на 30—40%, у 2 других — на 18 и 22%; общая продукция молочного жира увеличилась у 3 коз на 25—33%, у 2 других на 8 и 12%. Опыт был построен по той же схеме, что и в предыдущей работе. После изучения влияния инсулина на секрецию молока и молочного жира в двух интактных железах каждой козы одна из них была денервирована, и вновь было исследовано действие инсулина.

Опыты показали, что продукция молочного жира и жирность молока возрастают в денервированной железе в такой же степени, как и в интактной. После денервации при введении инсулина не наблюдается заметного различия в продукции молочного жира в интактной и денервированной железах.

Результаты этих двух работ свидетельствуют о том, что даже при изменении функциональной активности секреторных клеток молочной железы не удастся, в условиях выключения эфферентной иннервации, выявить роль эфферентных нервов в регуляции секреции молока. Необходимы дальнейшие исследования, другие формы эксперимента для того, чтобы обнаружить роль эфферентной иннервации молочной железы в регуляции молокообразовательного процесса.

Что касается собственно секреторного процесса, т. е. отделения синтезированного молока или отторжения верхушечной части секреторной клетки в полость альвеол, то большинство физиологов считает, что этот процесс также не зависит от нервной системы. Это подтверждается в какой-то степени и опытами Г. Б. Тверского. Однако необходимо напомнить, что витальномикроскопическими исследованиями И. Н. Зотиковой (1955) на белых мышах было показано, что длительное слабое электрическое раздражение периферического конца нерва, идущего к молочной железе, вызывает постепенный переход содержимого секреторных клеток в полость альвеол. Эти факты мы рассматриваем как доказательство наличия секреторных нервов молочной железы. Именно секреторные нервы регулируют процесс отторжения верхушечной части эпителиальных клеток в полость

львеол в ответ на интероцептивные и экстероцептивные импульсы. Внимательное противоречие между данными И. Н. Зотиковой и Г. Б. Тверского объясняется разными объектами исследования. Дальнейшие сравнительно-физиологические исследования остаются необходимыми.

Таким образом, можно считать, что синтез молока или молокообразование происходит непрерывно и в основном между дойками, отделение или секрция молока осуществляется и между дойками, и во время дойки. Можно быть, последние, наиболее жирные порции молока и содержат выделившееся молоко в момент сосания или доения.

Синтез и секрция молока находятся в зависимости от моторной деятельности молочной железы. Если молоко из альвеолярного отдела не удаляется, секреторная деятельность молочной железы угнетается.

Прямое влияние нервной системы на моторную деятельность молочной железы некоторыми исследователями отрицается, хотя полученные нами данные (Барышников, 1958; Барышников и др., 1951, 1953) убедительно показали, что электрическое раздражение периферического конца семенного нерва у морских свинок и коз вызывает торможение молоковыведения и молокоотдачи. Как показали витальномикроскопические исследования молочной железы белой мыши (Зотикова, 1955), электрическое раздражение срамных или семенных нервов вызывает спазм устьев протоков. Последнее является неопровержимым доказательством прямого влияния эфферентных нервов на гладкую мускулатуру протоков. Тугодойность, наблюдающаяся у некоторых коров, зависит не только от повышенного тонуса сфинктера сосков, но также и от повышенного тонуса гладкой мускулатуры устьев протоков, так как она полностью не снимается путем катетеризации сосков (Вальдман, 1958).

Торможение молоковыведения и молокоотдачи наступает также и после инъекции адреналина. Как показали витальномикроскопические исследования, адреналин в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ вызывает резкое сужение как мелких выводных протоков, так и главного молочного протока; альвеолы остаются при этом расширенными (Левицкая, 1955). Таким образом, конечным звеном в торможении молокоотдачи является гладкая мускулатура выводных протоков, сокращение которой наступает под влиянием эфферентных нервов или адреналина.

Торможение молокоотдачи, как и вся деятельность организма, осуществляется рефлекторно. Еще И. П. Павлов (1894) отмечал, что в ответ на раздражение чувствительного нерва происходит уменьшение количества молока, иногда очень значительное, до 50% и больше. Подробный анализ рефлекторного торможения показал, что оно может быть вызвано болевым, сильным звуковым или другим раздражением, а также и условно-рефлекторно. Исследованиями Х. Дюсембина (1957, 1958) показано, что торможение молоковыведения (распределение или перемещение молока в емкостной системе между дойками) осуществляется с помощью двух рефлекторных механизмов: чисто нервного, в котором эфферентное звено рефлекса принадлежит центробежным нервам выводных протоков молочной железы, и нервно-гормонального, в котором конечным гормональным звеном является адреналин. Денервация молочной железы у четырех из пяти коз привела к полному прекращению торможения молоковыведения. У одной козы после денервации молочной железы торможение полностью не исчезло, а лишь уменьшилось. Оно исчезло после денервации надпочечников.

Наличие двух механизмов торможения молоковыведения отчетливо обнаружилось в опытах с болевым электрическим раздражением соска.

В ответ на это раздражение наступает торможение молоковыведения в две фазы: первая наступает быстро, вторая — через большой латентный период. После односторонней денервации вымени первая фаза торможения на оперированной стороне выпадает, а на интактной — сохраняется. Вторая фаза торможения выпадает как на денервированной, так и на интактной стороне только после денервации надпочечников. Следовательно первая фаза чисто нервная, а вторая — нервно-гуморальная.

Рефлекторное торможение молокоотдачи проявляется или в виде задержки молокоотдачи, или дробления молокоотдачи, или удлинения латентного периода рефлекса молокоотдачи. Денервация молочной железы и надпочечников ведет к ослаблению рефлекторного торможения молока

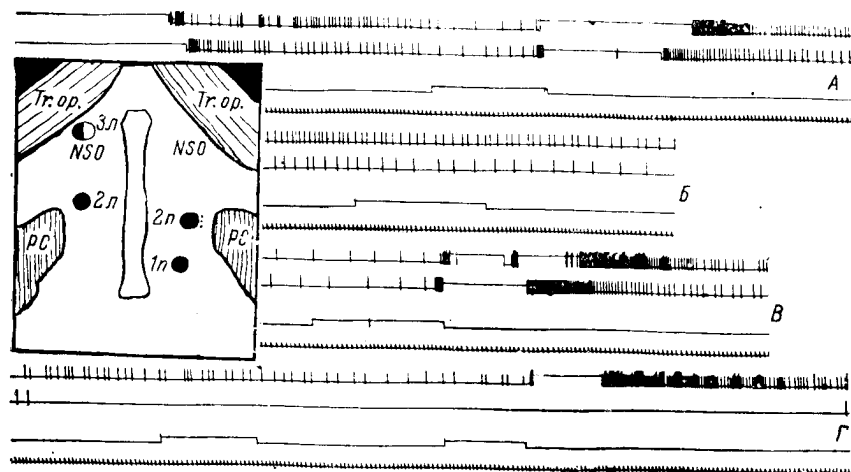


Рис. 1. Схема участков гипоталамической области с вживленными электродами и кимограмма молокоотдачи козы Зимка.

А — молокоотдача в ответ на электрическое раздражение 3-го левого участка (3 л); В — торможение молокоотдачи при одновременном раздражении участков 2-го правого (2 п) и 3-го левого (3 л); В — молокоотдача в ответ на электрическое раздражение участка 3 л; Г — торможение молокоотдачи при одновременном раздражении пункта 2 п и доения (электрическое раздражение: 3.5 в, 50 гц, 10 мсек.). РС — ножка мозга; Tr. op — оптический тракт. В каждой кимограмме сверху вниз: регистрация капель из правого соска, из левого соска; отметка раздражения (первая — раздражение 2-го участка и доение, вторая — доение); отметка времени (0.5 сек.).

отдачи. Следовательно, и в рефлекторном торможении молокоотдачи важнейшая роль принадлежит эфферентным нервам молочной железы и гормону надпочечников адреналину.

Однако после денервации молочной железы и надпочечников рефлекторное торможение молокоотдачи полностью не исчезает. Было сделано предположение о наличии третьего механизма торможения, связанного с задержкой отделения окситоцина из невригипофиза. Анализ этого центрального торможения молокоотдачи проведен в нашей лаборатории Д. Г. Поповичем (1958) в опытах с хронически вживленными электродами в гипоталамус по Андерсону (Andersson, 1951). Прежде всего следует отметить, что данные Андерсона полностью подтвердились: электрическое раздражение супраоптических ядер гипоталамуса у коз вызывает молокоотдачу (рис. 1, А). Вместе с тем обнаружилось, что раздражение других участков гипоталамуса на уровне супраоптических ядер, а также и раз-

ражение супраоптических ядер электрическим током выше обычного бв) приводит к торможению молоковыведения и в дальнейшем к торможению молокоотдачи при доении (рис. 1, Г). Односторонняя денервация вымени снимает это торможение на стороне операции, что свидетельствует том, что в данном торможении принимают участие эфферентные и симпатические нервы молочной железы. Однако в результате дальнейших опытов обнаружилось, что это не единственный способ торможения молокоотдачи при раздражении супраоптических ядер гипоталамуса.

В отдельной серии опытов было показано, что одновременное раздражение двух участков гипоталамуса: 1) вызывающего молокоотдачу (3-й левый участок) и 2) вызывающего дефекацию (2-й правый участок) — приводит к торможению молокоотдачи (рис. 1, Б). Последующее раздражение первого пункта (в супраоптическом ядре) вызывает процесс молокоотдачи (рис. 1, В), который может снова затормозиться одновременным раздражением «тормозящего» пункта. Такое же тормозное влияние оказывает раздражение этого участка гипоталамуса на молокоотдачу при доении, когда как одно доение вызывает полноценную молокоотдачу (рис. 1, Г). В этом опыте показано также, что путем раздражения супраоптических ядер гипоталамуса можно вызывать молокоотдачу многократно, т. е. при каждом раздражении одного первого пункта в супраоптических ядрах.

Торможение молокоотдачи, наблюдаемое при раздражении второго пункта гипоталамуса, очевидно, связано с задержкой отделения окситоцина из неврогипофиза. Задержка отделения окситоцина является главным механизмом в центральном торможении молокоотдачи. Возникает лишь вопрос о природе тормозных влияний с гипоталамической области на процесс молокоотдачи. Почему не отделяется окситоцин: оттого ли, что к неврогипофизу идут тормозные импульсы из гипоталамуса по какому-то тормозным нервным волокнам в составе ножки гипофиза, или оттого, что при одновременном раздражении двух пунктов в гипоталамической области вследствие столкновения двух волн возбуждения возникает торможение в самом гипоталамусе? Этот вопрос требует дополнительных исследований.

Далее, в опытах Д. Г. Поповича детально изучен феномен так называемого «дробления» молокоотдачи. Показано, что величина молокоотдачи находится в прямой зависимости от силы и продолжительности действия применяемого раздражителя в области супраоптических ядер. Можно допустить, что в естественных условиях феномен дробления молокоотдачи обусловлен внешними тормозными влияниями на неврогипофиз, препятствующими отделению того количества окситоцина, которое необходимо для полной молокоотдачи.

Таким образом, рефлекторное торможение молокоотдачи может осуществляться различными путями — через эфферентные нервы молочной железы и через эфферентные нервы и надпочечники или путем задержки отделения окситоцина из неврогипофиза вследствие тормозных влияний с гипоталамуса или развития торможения в самом гипоталамусе. Наши данные о механизмах периферического и центрального торможения в основном совпадают с представлениями Кея, изложенными в 1954 г. в Оксфорде (Key, 1955). В отличие от Кея, на основании витальномикроскопических исследований Е. С. Левицкой (1955) и И. Н. Зотиковой (1955), мы считаем, что торможение молокоотдачи, вызванное адреналином, обусловлено не только его влиянием на сосуды, но и прямым действием на гладкую мускулатуру протоков молочной железы.

Однако регуляция торможения молоковыведения и молокоотдачи и исчерпывается описанными механизмами. В регуляции молокоотдачи и ее торможения ведущая роль принадлежит кортикальному фактору т. е. условнорефлекторным влияниям. Впервые этот вопрос был исследован Л. Н. Воскресенским (1916, 1917, 1924) в лаборатории И. П. Павлова. Он убедительно показал, что все раздражители, совпадающие с актом доения (место и время доения, обмывание вымени, вид доярки), становятся

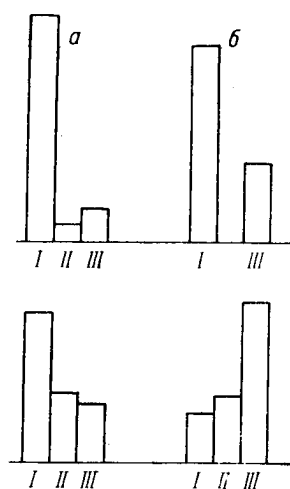


Рис. 2. Диаграмма рефлекса молокоотдачи при обычной дойке (вверху) и при изменении стереотипа дойки (внизу) у коров с неуравновешенными (а) и уравновешенными (б) первыми процессами.

I — первая порция молока, получаемая после вставления в сосок катетера; II — вторая порция молока, получаемая в ответ на обмывание вымени, III — третья порция молока, получаемая в ответ на дойку остальных трех сосков.

над процессом торможения, первая порция уменьшилась лишь до 53.7% (рис. 2). У животных, обладающих более сильным торможением в коре головного мозга, торможение рефлекса молокоотдачи возникает легче и скорее, чем у животных с более слабым процессом коркового торможения. Таким образом, сила торможения рефлекса молокоотдачи определяется соотношением силы процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга. Длительность торможения коррелирует с подвижностью нервных процессов. Наиболее сильное и длительное торможение молокоотдачи при любых внешних воздействиях отмечалось у животных сильного, уравновешенного, инертного типа высшей нервной деятельности. На базе подобного торможения у этих животных легко вырабатываются стойкие отрицательные рефлексы, что в некоторых случаях может привести к понижению молочной продуктивности. Это необходимо учитывать при организации машинного доения.

условнорефлекторными раздражителями, облегчающими процесс молокоотдачи. Более подробные исследования условного рефлекса молокоотдачи проводятся в нашей лаборатории Э. П. Кокориной (1958а, 1958б). Она установила, что при наличии комплекса обычных условий дойки, при вставлении катетера в сосок вымени дояркой первая порция молока, вытекающая из катетера: тотчас после его вставления, составляла у всех коров в среднем 76.9%, а у отдельных коров 95—97% от всего молока, полученного из катетеризируемой четверти. При нарушении обычного стереотипа дойки, в частности, при вставлении катетера экспериментатором, первая порция значительно уменьшается, наступает торможение условного рефлекса молокоотдачи. Кортикальное торможение молокоотдачи, по-видимому, осуществляется через периферические механизмы в молочной железе — сфинктероподобные уплотнения в устьях молочных ходов (Зотикова, 1955; Богдасhev и Елисеев, 1957). Следовательно, первая порция молока, получаемая из катетера при наличии торможения рефлекса молокоотдачи, представляет собой истинно цистернальную порцию во всех случаях значительно меньшую остальных количеств молока в вымени.

Это торможение оказалось неодинаковым у коров с различной уравновешенностью корковых процессов. У коров с уравновешенными корковыми процессами при нарушении стереотипа дойки первая порция уменьшилась до 18.3%, а у коров с процессом возбуждения, преобладающим по силе

ЛИТЕРАТУРА

- Азимов Г. И., Журн. общ. биол., т. XVI, № 4, 1955.
- Айзинбудас Л. Б., сб. «Вопросы физиологии сельскохозяйственных животных», (Тр. первого и второго совещ.), Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.
- Барышников И. А., Докл. Всесоюзн. конфер. по молочному делу, Сельхозгиз, М., 1958.
- Барышников И. А., В. Н. Борсук, М. Г. Закс, И. Н. Зотикова, Г. Н. Павлов и В. И. Толбухин, Журн. общ. биол., т. XIV, № 4, 1953.
- Барышников И. А., М. Г. Закс, И. Н. Зотикова, Е. С. Левицкая, Г. Н. Павлов, Е. Ф. Павлов, Г. Б. Тверской, В. И. Толбухин и Г. А. Цахаев, Журн. общ. биол., т. XII, № 6, 1951.
- Богдасhev Н. Ф. и А. П. Елисеев. Молочные железы сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, М.—Л., 1957.
- Бодаренко Г. А. и Т. П. Черник, Успехи совр. биол., т. XLII, в. 2 (5), 1956.
- Балдма М. М. Влияние различных термических раздражений вымени на молочную продуктивность, газообмен и минутный объем сердца. Автореф. дисс. Л., 1954.
- Балдма М. М., Физиол. журн. СССР, т. XLIII, № 4, 1957.
- Бальдман Э. К., Докл. Всесоюзн. конфер. по молочному делу, Сельхозгиз, М., 1958.
- Боскресенский Л. Н., Тр. Бюро по зоотехнии, в. 14, 1916.
- Боскресенский Л. Н., Русск. физиол. журн., т. I, в. 1 и 2, 1917.
- Боскресенский Л. Н., Сб., посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова, Госиздат, Л., 1924.
- Бобркова М. В. Влияние низких температур на молочную продуктивность и энергетический обмен у коров. Автореф. дисс. Л., 1954.
- Бюсембин Х., сб. «Вопросы физиологии сельскохозяйственных животных», (Тр. первого и второго совещ.), Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.
- Бюсембин Х., Докл. Всесоюзн. конфер. по молочному делу, Сельхозгиз, М., 1958.
- Зотикова И. Н., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. IV, 1955.
- Кокорина Э. П., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. IV, 1955.
- Кокорина Э. П., Тр. Всесоюзн. конфер. по молочному делу, Сельхозгиз, М., 1958а.
- Кокорина Э. П., Журн. общ. биол., т. XIX, № 2, 1958б.
- Левицкая Е. С., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. IV, 1955.
- Некрасова М. А., Тр. Ленингр. вет. инст., в. XVI, 1955.
- Никитин В. Н., Успехи зоотехн. наук, т. IV, в. 1, 1937.
- Никитин В. Н., Успехи совр. биол., т. XXXV, в. 1, 1953.
- Никитин В. Н., В. А. Каплан, А. В. Корнейко, Л. А. Попова, Журн. общ. биол., т. XVII, № 4, 1956.
- Олеандров Л. В., Тр. Моск. сельскохозяйств. акад. им. К. А. Тимирязева, т. I, в. 1, 1935.
- Павлов И. П. (1894), Полн. собр. соч., т. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951.
- Попов Н. Ф., Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 6, 1950.
- Попович Д. Г., сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы», (Тр. конфер. молодых научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), Л., 1958.
- Рворцова А. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. IV, 1955.
- Судейманова Д. П., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. IV, 1955.
- Тверской Г. Б., Журн. общ. биол., т. XIV, № 5, 1953.
- Тверской Г. Б., Журн. общ. биол., т. XVIII, № 3, 1957.
- Энгельгардт В. А., Успехи совр. биол., т. XXIX, в. 1, 1950.
- Andersson B., Acta Physiol. Scand., v. 23, fasc. 1, 1951.
- Cotes P. M., J. A. Crichton, S. J. Folley and F. G. Young, Nature, v. 164, № 4180, 1949.
- Goltz L. F. und I. R. Ewald, Arch. f. Physiol., Bd. 63, 1894.
- Gomez E. F. and C. W. Turner, Miss. Agr. Exp. Sta. Res. Bul., № 259, 1937.
- Kay H. D., The advancement of science, v. XII, № 45, 1955.
- Reece R. P. and C. W. Turner, Miss. Agr. Exp. Sta. Res. Bul., № 266, 1937.
- Selye H., Amer. Journ. Physiol., v. CVII, № 3, 1934.
- Stouris J. T. and J. Meites, Amer. Journ. Physiol., v. 169, № 2, 1952.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. И. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**АДАПТАЦИЯ И СЕНСИБИЛИЗАЦИЯ НЕРВНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ
В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ В НИХ ПАРАБИОЗА**

Л. Л. ВАСИЛЬЕВ

(Лаборатория нервно-мышечной физиологии. Заведующий — Л. Л. Васильев)

В первой экспериментальной работе, выполненной мной в лаборатории Н. Е. Введенского 40 лет тому назад (Васильев, 1917), был описан следующий факт: быстрое парабактеризирующее действие на седалищный нерв лягушки изотонического раствора хлористого калия и некоторых других солевых растворов удается в несколько раз замедлить прибавлением изотонического раствора хлористого кальция. Ионы кальция могут быть заменены в этих опытах анодом постоянного тока: прикладывая анод к нервному участку с момента погружения его в раствор, например того же хлористого калия, можно опять-таки задержать парабактеризирующее действие данного раствора (Васильев, 1923). Такое же влияние, замедляющее развитие парабактериоза, производит и предварительная обработка нервного участка ионами кальция или анодом постоянного тока (Петров 1929).

Задерживающее влияние на развитие парабактериоза, хотя и слабее выраженное, могут оказывать также и другие агенты (например, ионы стронция, бария, магния), действие которых на нерв, как и действие кальция характеризуется резко выраженной и длительной продромической (первично-электропозитивной) фазой парабактериотического процесса (Лалицкий 1929). Все они во главе с анодом и кальцием в первичную фазу своего действия повышают функциональную устойчивость (резистентность) нерва к влиянию быстро парабактеризирующих агентов.

Катод постоянного тока во всех упомянутых опытах действует противно аноду и кальцию, т. е. не замедляет, а ускоряет парабактеризирующее действие хлористого калия, снижает функциональную устойчивость нерва к действию других быстро парабактеризирующих агентов.

Как известно, во время протекания первично-электропозитивной фазы парабактериотического процесса все функциональные свойства альтерированного участка нерва изменяются так, как будто к участку на некоторое время был приложен анод постоянного тока. Поэтому данную фазу можно еще называть анаэлектротонической. Вторичная, электроотрицательная, фаза парабактериотического процесса характеризуется сперва каталектотонической экзальтацией, а затем катодически-депрессивным сдвигом всех функциональных свойств альтерированного нервного участка.

Отсюда следует, что функциональная устойчивость нерва к действию парабактеризирующих агентов в процессе альтерации должна сперва возрастать (и тем больше, чем резче выражена первично-электропозитивная

фаза), а затем, по мере развития вторичной, электронегативной, фазы, все больше снижаться. Это положение было экспериментально подтверждено в работах Д. Г. Квасова (1946).

Повышение функциональной устойчивости (резистентности) нервного участка по ходу действия на него парабioтизирующего агента мы имеем все основания называть *адаптацией*, а снижение резистентности участка при дальнейшем действии того же агента — *сенсibilизацией*. Применяв эти термины, мы можем квалифицировать первично-электропозитивную фазу как фазу временно возрастающей адаптации, а вторичную, электронегативную, фазу как фазу постепенно возрастающей сенсibilизации.

Это положение помогает объяснить некоторые давно известные факты: почему, например, при данной силе постоянного тока, пропускаемого через нервный участок, анодический парабioз (вторичная анодическая депрессия) развивается в 10 раз медленнее, чем парабioз катодический (Пэрна, 1913); почему таково же приблизительно соотношение скоростей развития кальциевого и калийного парабioза.

По этим вопросам было высказано (Васильев, 1937) предположение, получившее впоследствии подтверждение (Романов, 1956). Анод и кальций, резко повышая в первично-электропозитивную фазу своего действия адаптационные свойства нерва, тем самым ослабляют и задерживают дальнейшее развитие своего альтерирующего действия. Катод и калий почти тотчас же вызывают вторичную, электронегативную, фазу парабioтического процесса с ее возрастающей сенсibilизацией; тем самым как бы усиливается и ускоряется их альтерирующее действие. С этой точки зрения может быть понято физиологическое значение продромической фазы парабioза с ее алектротоническим синдромом функциональных сдвигов. Это — особый род охранительного торможения нервной ткани, отдаляющий наступление последующих более глубоких стадий парабioтического процесса.

Наиболее выразительно явления адаптации и сенсibilизации к действию альтерирующего агента выявляются в процессе развития порогового катодического парабioза. Как известно, Н. Е. Введенский применил методику «минимальной (пороговой, — Л. В.) поляризации» в опытах по изучению утомляемости нерва еще в 1884 г., задолго до создания им учения о парабioзе. Еще раз он вернулся к этой методике в своем главном произведении (1901), применив ее для фиксации во времени парабioтических стадий в опытах с гальваническим парабioзом. В 1928—1929 гг. я подошел к минимальной поляризации не как к методике, позволяющей разрешать те или иные вопросы нервно-мышечной физиологии, а как к явлению, заслуживающему специального и притом количественного изучения. Тогда же и в последующих работах (Васильев и Мовчан, 1938; Васильев, 1941, 1950) были получены следующие результаты.

1) Пороговая сила (или напряжение) постоянного тока, как раз достаточная для того, чтобы поддерживать на минимуме проводимость катодического участка нерва, с течением времени снижается, сперва круто, затем все более полого, пока не достигнет некоторого постоянного уровня (*b*). Это снижение пороговой силы парабioтизирующего тока графически выражается гиперболической кривой, которой соответствует уравнение $i = \frac{a}{t} + b$. В этом уравнении *i* — сила парабioтизирующего тока, выраженная в микроамперах (μA) или в числах, кратных реобазе (i/i_0); *t* — время в минутах от начала замыкания парабioтизирующего тока; *b* — константа

уровня кривой, определяемая в микроамперах, отложенных по оси ординат; a — константа крутизны спуска кривой, вычисляемая по уравнению $a = b\tau$, где τ — время в минутах, соответствующее на диаграмме удвоенной величине b (рис. 1). В данном случае $a = 13 \times 1.6 = 20.8$.

2) Медленный, пологий спуск кривой порогового катодического парабноза, высокое расположение ее параллельного абсциссе уровня, большие числовые значения констант a и b , особенно же наличие временных подъемов кривой, нарушающих ее правильный гиперболический ход, — все эти признаки свидетельствуют о высокой адаптации испытуемого нерва

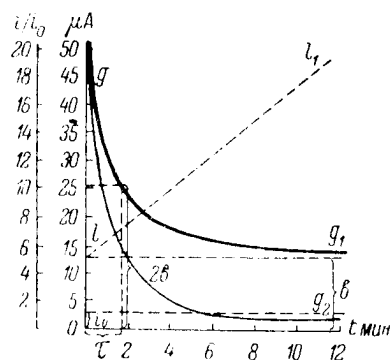


Рис. 1. Кривые порогового катодического парабноза седалищного нерва лягушки — нормальной (g_1) и издыхающей от истощения (g_2).

По оси абсцисс — время в мин., начиная с момента замыкания тока; l_1 — прямая, реципрокная гипербола g_1 ; b — константа уровня порогового парабноза; τ — аналог хронаксии, соответствующая 2 в; по оси ординат — пороговые величины силы парабнозирующего постоянного тока (i), отнесенные к реобазе ($i_0 = 2.5 \mu A$), приравненной к единице, или выраженные в микроамперах (μA).

к действию альтерирующего агента. Такой ход кривой характерен для препаратов, взятых от упитанных летних лягушек, содержащих повышенное количество кальция, а также для препаратов от зимних лягушек, предварительно обогащенных ионами кальция путем подкожного введения раствора хлористого кальция. Напротив, крутой спуск кривой к оси абсцисс, малые числовые значения констант a и b , отсутствие по ходу кривой каких-либо подъемов — все это признаки резко сниженной адаптации нерва, его сенсibiliзирования к альтерирующему действию катода постоянного тока. Такие кривые получаются в опытах на препаратах, взятых от истощенных, бедных ионами кальция зимних и весенних лягушек. На препаратах, взятых от упитанных летних лягушек, такие же кривые могут быть получены после обеднения животных ионами кальция посредством предварительного подкожного введения какого-либо осаждающего кальций раствора, например цитрата натрия.

Иллюстрацией к сказанному может служить тот же рис. 1. Кривая g_1

получена в опыте на препарате, взятом от сильной зимней лягушки; кривая g_2 — на препарате от весенней лягушки, издыхающей от истощения.

Изложенные факты показывают, что ионы кальция являются могущественным гуморальным регулятором адаптационных свойств периферических нервов (а вероятно, и нервных центров). Повышение содержания ионов кальция усиливает, понижение — ослабляет адаптационные свойства нервных образований.

Наряду с адаптацией нерва и других раздражимых образований к действию альтерирующих агентов (в нашем случае катода постоянного тока) существует, как известно, адаптация (иначе — аккомодация) и к раздражающему действию тех же агентов, вызывающему импульсное распространяющееся возбуждение (например, к раздражающему действию того же катода). Степень выраженности адаптации (аккомодации) этого рода определяется, по Хиллу, константой скорости аккомодации ($1/\lambda$). Естественно было поставить вопрос: имеется ли закономерная связь (прямая или обратная) между адаптацией нерва к альтерирующему и адаптацией его к раздражающему действию одного и того же агента, например катода?

Напомним, что в первом случае адаптация состоит в повышении резистентности к действию агента, во втором случае — в аккомодационном повышении порога раздражения.

Ответить на поставленный вопрос нелегко. Имеются данные, говорящие за то, что между обоими видами адаптации существует прямая зависимость. Например, агент (ионы кальция), особенно сильно повышающий адаптационную способность нерва к альтерирующему действию катода, является вместе с тем агентом, повышающим адаптационную способность нерва и к раздражающему действию того же катода.

Осаждение ионов кальция (применением цитрата натрия) равным образом лишает нерв адаптационной способности как к альтерирующему, так и к раздражающему действию катода (Васильев, 1950). Однако в других случаях могут наблюдаться противоположно направленные сдвиги адаптации первого и второго рода. Так, после длительной парабioтизации нерва катодом пороговой силы показатель $1/\lambda$ возрастает, а показатели a и b кривой порогового парабioза уменьшаются. Это означает, что в данном случае адаптационная способность нервного участка к раздражающему действию катода повышается, а адаптационная способность участка к альтерирующему действию катода снижается (Васильев, 1950).

В пользу такой обратной зависимости между указанными функциональными показателями свидетельствуют также результаты, полученные в нашей лаборатории Г. И. Жаржевской (1952) в опытах на двойном нервно-мышечном препарате лягушки, в котором, кроме разгибателя (*m. gastrocnemius*), в связи с седалищным нервом оставался еще и сгибатель (*m. tibialis anticus*). Рис. 2 иллюстрирует полученный в этих опытах результат. Нервные волокна мышцы-разгибателя имеют более высокую адаптацию к парабioтизирующему действию катода, чем проходящие в том же нерве нервные волокна мышцы-сгибателя (гипербола e располагается выше гиперболы f). Для константы скорости аккомодации ($1/\lambda$) в том же опыте и для тех же нервных волокон было получено обратное соотношение: аккомодационная кривая нервных волокон мышцы-разгибателя (e) располагалась ниже такой же кривой, относящейся к нервным волокнам мышцы-сгибателя (f).

Если адаптацию к парабioтизирующему действию постоянного электрического тока признать подлинной адаптацией, то приспособительный адаптационный характер аккомодации Хилла на основании приведенных опытов можно поставить под сомнение.

Как уже было сказано, по ходу развития парабioза резистентность, а значит и адаптационная способность нерва, сперва возрастают (в продромическую фазу парабioза), а затем начинают снижаться (во время уравнительной, парадоксальной и последующих парабioтических стадий). Чем меньше становится способность адаптироваться, тем более увеличивается сенсibilизация альтерируемого участка нерва не только к действию

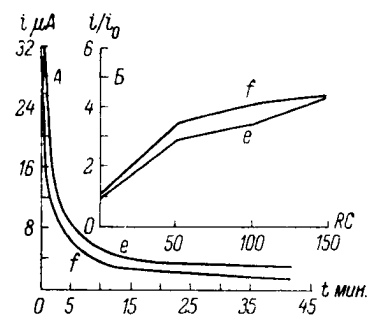


Рис. 2. Кривые порогового катодического парабioза (A) и аккомодации по Хиллу (B) нервных волокон мышцы-сгибателя (f) и мышцы-разгибателя (e) задней конечности лягушки.

По оси абсцисс (B) — величины крутизны нарастания силы раздражающих электрических стимулов (RC); по оси ординат (B) — пороговые силы тока (i), отнесенные к реобазе (i_0). Обозначения координат рис. A те же, что на рис. 1.

данного, вызвавшего парабиоз агента, но и к любому добавочному влиянию других альтерирующих агентов физического или химического характера. Лучшим примером этому может служить катодический участок нерва приведенный в состояние стационарного порогового парабиоза. Реактивность такого участка оказывается чрезвычайно повышенной к влиянию таких слабых альтерирующих агентов, которые на функциональное состояние интактного нерва или вовсе не действуют, или действуют очень медленно. Направленный на катодический участок лучок ультрафиолетовых, инфракрасных лучей или даже лучей видимой части спектра сдвигает уровень порогового катодического парабиоза книзу или кверху, в зависимости от специфических особенностей парабиотизирующего действия этих агентов (Васильев, 1939; Мовчан, 1939).

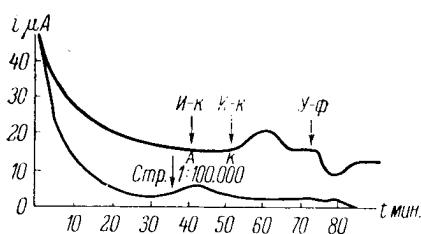


Рис. 3. Изображение влияния инфракрасных (И-к) и ультрафиолетовых (У-ф) лучей на уровень кривой порогового катодического парабиоза седалищного нерва лягушки.

К — влияние на катодический, А — влияние на анодический участок нерва (верхняя кривая); влияние малой концентрации стрихнина (Стр.) на уровень порогового парабиоза того же нерва. Стрелки обозначают моменты начала действия лучей и раствора на нерв. Обозначение координат то же, что на рис. 1.

характеризуется резко выраженной и длительной первично-электропозитивной фазой, а именно: слабое нагревание, хотя бы на десятки доли градуса (Судакова, 1938), адреналин (Квасов, 1948), ионы кальция (Ласси, 1949), слабые концентрации стрихнина (Подурова, 1952), бромистый натрий (Ардава, 1956) и др. Чувствительность катодического участка нерва ко всем этим агентам весьма велика. Нижняя кривая на рис. 3 показывает, что смазывание участка раствором Рингера, к которому добавлен стрихнин в разведении 1 : 1 000 000, уже вызывает временный подъем уровня этой кривой. Все физические и химические агенты (охлаждение, ионы калия, фенол и др.), парабиотизирующее действие которых характеризуется мало выраженной первично-электропозитивной фазой, влияют на пороговый парабиоз подобно ультрафиолетовым лучам, т. е. углубляют парабиотическое состояние катодического участка нерва.

К сказанному необходимо добавить, что характер сдвигов уровня кривой порогового катодического парабиоза обусловлен не только специфическими особенностями парабиотизирующего действия того или другого агента, добавочно влияющего на катодический участок нерва, но и применяемой его дозой (интенсивностью, концентрацией). Например, различные концентрации бромистого натрия (ионов брома) вызывают неодинаковые — однофазные или двухфазные — сдвиги уровня кривой порогового катодического парабиоза, хотя основной характер действия этого агента — резко выраженный подъем уровня — остается выявленным при всех примененных концентрациях (рис. 4).

Рис. 3 иллюстрирует сказанное. Инфракрасные лучи повышают уровень порогового парабиоза, т. е. ослабляют парабиотическое состояние катодического участка нерва. Ультрафиолетовые лучи, наоборот, снижают уровень, т. е. углубляют парабиотическое состояние катодического участка.

На основании работ уже многих авторов можно теперь сказать, что подобно инфракрасным лучам на пороговый катодический парабиоз влияют все те физические и химические агенты, парабиотизирующее действие которых

В противоположность чрезвычайно повышению реактивности катодической области нерва анодический его участок в тех же опытах с пороговым парабиозом проявляет пониженную реактивность к добавочному влиянию тех же самых физических или химических агентов. На уже приведенном рис. 3 (см. верхнюю кривую) показано, что пучок инфракрасных лучей, направленный на анодический участок нерва, не изменил уровня порогового парабиоза; но стоило направить пучок тех же лучей на катодическую область нерва, как уровень кривой сейчас же повысился (Подурова, 1952; Шинкман, 1953).

Все эти явления показывают, что парабиотизируемый постоянным током нерв приходит в состояние параллергической реактивности с неспецифическим гиперэргическим сдвигом чувствительности в области приложения к нерву катода и анэргическим сдвигом чувствительности в области приложения анода.

Здесь уместно напомнить, что наряду с местным параллергическим состоянием нерва в последнем может быть образован и очаг специфической местной анафилакти. Для этого на участок седалищного нерва лягушки, предварительно сенсibilизированный антигеной (например, лошадиной) сывороткой, достаточно нанести каплю той же самой сыворотки. Развивающееся при этих условиях в участке обратимое угнетение возбудимости и проводимости имеет все характерные признаки парабиоза (Васильев и Лапицкий, 1944; Терехова, 1949). Этим объясняется следующий установленный нами факт: состояние порогового катодического парабиоза (местная параллергия), поддерживаемое в седалищном нерве лягушки, предварительно сенсibilизированном антигенной (лошадиной) сывороткой, тотчас же углубляется при нанесении на катодический участок нерва той же самой сыворотки, т. е. агента, вызывающего специфическую аллергическую реакцию — местную анафилаксию. Иными словами, параллергический парабиоз может суммироваться с аллергическим парабиозом (Васильев, 1957).

Адаптационные свойства периферических нервов и, надо думать, других образований нервно-мышечного аппарата, могут регулироваться, как мы видели, гуморальными факторами, всегда присутствующими в организме. К ним относятся катионы кальция, анионы брома, адреналин. Повышение их содержания в крови, лимфе, в клетках усиливает, понижение — ослабляет адаптационные свойства нервов и, вероятно, многих других тканей и органов.

Большим шагом вперед явилось установление того факта, что способность нервов адаптироваться или в других случаях сенсibilизироваться к действию парабиотизирующих агентов регулируется также (и, по-видимому, в первую очередь) центральными субординирующими влияниями. Искусственно вызванное анодом повышение субординационной активности центров (у лягушки и кролика преимущественно диэнцефальных) усиливает, а понижение этой активности катодом ослабляет адаптацию нервно-мышечного аппарата к действию парабиотизирующих агентов [сводку данных см.: Васильев, 1954; Гальвас (Благодатова), 1957].

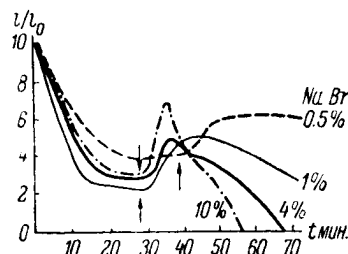


Рис. 4. Влияние различных концентраций раствора бромистого натрия на уровень порогового катодического парабиоза седалищного нерва лягушки.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Эти изменения адаптации нервно-мышечной периферии сопровождаются соответствующими изменениями ее реагирования на раздражающее действие полюсов постоянного тока. К седалищному нерву изолированного нервно-мышечного препарата лягушки применима, как известно, обычная

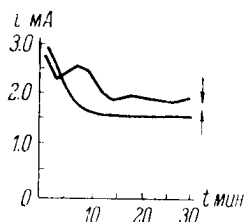


Рис. 5. Кривые порогового электронаркоза кроликов, вызываемого прерывистым постоянным током. Лежащая ниже кривая (↓) — нисходящего, (↑) — восходящего направления.

По оси абсцисс — время в мин., начиная с момента замыкания тока; по оси ординат — величины силы наркотизирующего тока в миллиамперах (mA).

формула Пфлюгера: $KЗС > APC > AЗС > KPC$ (где АЗС и КРС являются результатом образования «вторичных полюсов»); для нерва же, связанного с центральной нервной системой, характерна другая формула: $KЗС > AЗС > APC > KPC$ (где АЗС и КРС опять-таки результат образования вторичных полюсов). Из этой формулы видно, что нерву, находящемуся под субординирующим влиянием центров, свойствен более высокий порог для APC по сравнению с нервом, лишенным субординирующих влияний. После отделения нерва от центров порог для КЗС (реобазис) снижается, а формула приобретает типичный пфлюгеровский вид (Ласси, 1957).

Эти явления, по всей вероятности, обусловлены тем, что субординирующее влияние центров на нерв имеет преимущественно анаэлектротонический характер. Анаэлектротонической природой субординации объясняется и установленный нами факт повышения адаптации нерва к парабитизирующим влияниям при усилении субординационной активности центров промежуточного мозга анодом постоянного тока (Васильев и Мовчан, 1953а, 1953б).

В заключение остается сказать, что все вышеизложенное в основном применимо и для центральной нервной системы лягушки, в частности для спинного мозга. Для изучения явлений адаптации и сенсibilизации в центральной нервной системе Н. П. Мовчаном (1938, 1953) в нашей лаборатории была применена методика порогового электронаркоза с пропусканием постоянного тока через спинной и головной мозг. При наркотизирующем токе восходящего направления (на голове катод) кривая порогового электронаркоза, определяемая для рефлексов спинного мозга, имеет такой же правильный гиперболический вид, как и для нерва нервно-мышечного препарата. При нисходящем наркотизирующем токе (на голове анод) эта кривая осложнена одним или несколькими подъемами, которые, как и в опытах на нерве, свидетельствуют о повышении адаптации (рис. 5). Отсюда можно заключить, что анодизация субординирующих центров головного мозга усиливает адаптационные свойства рефлекторных центров спинного мозга, а катодизация, по-видимому, эти свойства ослабляет.

Рефлекторные центры спинного мозга, приведенные в состояние порогового электронаркоза, проявляют признаки такой же параллергической сенсibilизации, как и участок нерва, приведенный в состояние порого-

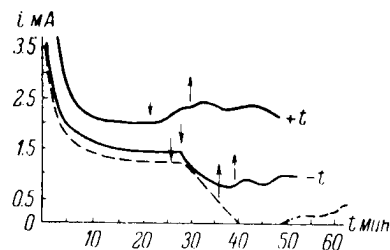


Рис. 6. Влияние нагревания (+t), охлаждения (-t) и эфира (прерывистая линия) на уровень кривой порогового электронаркоза кроликов.

Обозначения те же, что на рис. 5. Стрелки с острием вниз обозначают начало действия агентов; стрелки с острием вверх обозначают конец действия агентов.

вого парабииоза. На рис. 6 охлаждение спинного мозга вливанием через рот холодной воды вызывает опускание уровня кривой порогового электро-наркоза, т. е. его углубление. Противоположный эффект получается при вливании теплой воды. Так же, как охлаждение, влияет на пороговый электронаркоз вдыхание паров эфира или хлороформа (Васильев и Мовчан, 1953а).

Эти опыты были выполнены на кроликах. Ряд последующих исследований [Гальвас (Благодатова), 1957] показали, что адаптационные свойства нервно-мышечного аппарата у теплокровных животных регулируются не только подкорковыми центрами, но и корой больших полушарий.

Выводы

1) В процессе развития парабииоза адаптация нерва к действию парабииотирующего агента изменяется двуфазно: во время протекания продромической электропозитивной фазы адаптация возрастает, в последующую электронегативную фазу парабииоза адаптация постепенно снижается.

2) По мере снижения адаптации нерв становится все более сенсibilизированным к действию побочных альтерирующих агентов. Парабиотизируемый постоянным током нерв приходит в состояние параллергической реактивности с гиперэргическим сдвигом чувствительности в катодной области и с анэргическим сдвигом чувствительности в области анода.

3) Между адаптацией нерва к парабииотирующему действию тока и аккомодацией нерва, определяемой по Хиллу, нет прямой зависимости.

4) В изолированном нервно-мышечном препарате нервные волокна мышц-разгибателей имеют более высокую адаптацию к парабииотирующему действию тока, чем нервные волокна соответствующих мышц-сгибателей.

5) Способность нервных волокон адаптироваться к действию парабииотирующих агентов регулируется центральными субординирующими влияниями. Она возрастает при повышении субординационной активности мозга анодом и снижается при ослаблении этой активности катодом.

6) Из гуморальных регуляторов адаптационных свойств нервов особое значение принадлежит ионам кальция, а также брома. Повышение их содержания усиливает, а понижение — ослабляет адаптационные свойства нерва к действию парабииотирующих агентов.

7) Те же самые явления адаптации и сенсibilизации были установлены и в опытах на центральной нервной системе лягушки с применением методики порогового электронаркоза.

ЛИТЕРАТУРА

- А р д а в а М. Я. Электротонический анализ действия брома и кофеина на нерв. Л., 1956. (Рукопись Лаб. нервно-мышечн. физиол. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР).
- В а с и л ь е в Л. Л., Работы Физиол. лабор. СПб. ун-в., IX—X, годы 1914—1915, (Тр. СПб. Общ. естествоисп., отд. зоол. и физиол., т. XLVII, в. 6), Юрьев, 1917.
- В а с и л ь е в Л. Л., Русск. физиол. журн., т. VI, в. 4, 5 и 6, 1923.
- В а с и л ь е в Л. Л., Тр. Инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева, т. VII, (Электротоническое восстановление физиологических функций), 1937.
- В а с и л ь е в Л. Л., Тр. Гос. инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева, т. XI, 1939.
- В а с и л ь е в Л. Л., Уч. зап. Ленингр. педагогич. инст. им. Н. К. Крупской, т. I, 1941.
- В а с и л ь е в Л. Л., Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, в. 22, 1950.
- В а с и л ь е в Л. Л., Журн. общ. биол., т. XV, № 4, 1954.

- Васильев Л. Л., Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, в. 43, 1957.
- Васильев Л. Л. и Д. А. Лапицкий, Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, в. 12, (Тр. Физиол. н.-иссл. инст. им. акад. А. А. Ухтомского), 1944.
- Васильев Л. Л. и Н. П. Мовчан, Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. VI, в. 6, 1938.
- Васильев Л. Л. и Н. П. Мовчан, сб. «Вопросы физиологии и морфологии центральной нервной системы», Изд. АМН СССР, М., 1953а, стр. 42—50.
- Васильев Л. Л. и Н. П. Мовчан, сб. «Вопросы физиологии и морфологии центральной нервной системы», Изд. АМН СССР, М., 1953б, стр. 51—57.
- Введенский Н. Е. (1901—1920), Полн. собр. соч., т. IV, Изд. ЛГУ, Л., 1953.
- Гальвас (Благодатова) Е. Т., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VI, 1957.
- Жаржевская Г. И. О соотношении между аккомодацией нерва и его адаптацией к парабитизирующему действию постоянного тока. Л., 1952. (Рукопись Кафедры физиол. животн. ЛГУ).
- Квасов Д. Г., Тез. докл. научн. сессии ЛГУ, Л., 1946.
- Квасов Д. Г., Сб. статей, посвящ. памяти А. В. Леонтовича, Изд. АН УССР, Киев, 1948.
- Лапицкий Д. А., сб. «Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы», сб. третий, посвящ. памяти В. М. Бехтерева, М.—Л., 1929.
- Ласи Н. И. Особенности комбинированного действия на нерв лягушки ионов калия, кальция и полюсов постоянного тока. Л., 1949. (Рукопись Кафедры физиол. животн. ЛГУ).
- Ласи Н. И., Выездная научн. конфер. в г. Вологде, посвящ. памяти Н. Е. Введенского в связи с 35-летием со дня его смерти, Тез. докл., Вологда, 1957.
- Мовчан Н. П., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. VI, в. 3, 1938.
- Мовчан Н. П., Тр. Гос. инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева, т. XII, 1939.
- Мовчан Н. П., сб. «Вопросы физиологии и морфологии центральной нервной системы», Изд. АМН СССР, М., 1953.
- Петров Ф. П., сб. «Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы», сб. третий, посвящ. памяти В. М. Бехтерева, М.—Л., 1929.
- Подурова К. Н. Влияние различных фармакологических веществ на пороговый катодический парабитоз. Л., 1952. (Рукопись Кафедры физиол. животн. ЛГУ).
- Пэрна Н. Я., Работы физиол. лабор. СПб. универ., VI—VIII, годы 1911—1913, Юрьев, 1913.
- Романов С. Н. Реакция нервных клеток на действие неадекватных и адекватных раздражителей. Автореф. дисс. Л., 1956.
- Судакова Т. И., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. VI, в. 3, 1938.
- Терехова Л. Г., Вестн. ЛГУ, № 3, 1949.
- Шинкман Э. Л. К вопросу о механизме действия биогенных стимуляторов. Л., 1953. (Рукопись Кафедры физиол. животн. ЛГУ).

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗМЕНЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВОЙСТВ
ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТЫХ МЫШЦ И АТРОФИИ ПРИ ПЕРЕРЕЗКАХ
СПИННОГО МОЗГА НА РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЯХ**

Н. А. ГАЛИЦКАЯ

(Лаборатория нервной трофики. Заведующая — А. В. Тонких)

Среди большого количества исследований, посвященных изучению трофической функции нервной системы, не удается найти в достаточной мере исчерпывающих сведений о роли различных отделов нервной системы в регуляции трофических процессов в мышечной ткани. Этот вопрос мы поставили целью своих исследований, начав изучение с установления роли разных компонентов периферической иннервации (афферентной и эфферентной, как соматической, так и симпатической) в регуляции этих процессов. Мы показали, что после тендотомии, а также после перерезки каждого из компонентов периферической иннервации обнаруживались в мышцах в разной степени выраженные и появляющиеся через определенные для каждого оперативного вмешательства сроки изменения функциональных свойств мышц и атрофии (Галицкая, 1953, 1954). Биохимическими исследованиями (Нечаева и Куценко, 1953), проводимыми параллельно с нашими на тех же животных, установлено, что содержание фосфокреатина молочной кислоты, гликогена и АТФ в тендотомированных мышцах оставалось в пределах нормы даже при наличии сильно выраженной атрофии. Снижалось лишь содержание миозина (Комкова, 1958). После других операций большие изменения обнаруживались лишь в дезафферентированных мышцах.

Этими исследованиями подтверждены, а также дополнены и уточнены существующие в литературе представления о роли и значении периферической иннервации в регуляции трофических процессов в мышце. Настоящее исследование предпринято с целью изучения роли сегментарной спинномозговой иннервации в регуляции трофических процессов в мышечной ткани. С этой целью производились перерезки спинного мозга в различных сегментах, начиная с тех, которые иннервируют изучаемые мышцы, затем в сегментах пограничного уровня и, наконец, на таком уровне, при перерезке которого сохранялась бы анатомическая целостность и функция сегментов, иннервирующих исследуемые мышцы, а все связи с центральными отделами нервной системы были бы прерваны. Последнее могло быть достигнуто посредством высоких перерезок спинного мозга, произведенных на уровне до выхода симпатических волокон к пограничному столу. Нервная регуляция трофических процессов в этих условиях могла бы осуществляться только спинным мозгом. О состоянии трофических процессов в мышцах подобным образом оперированных кро-

ликов мы судили по ряду показателей, характеризующих атрофирующуюся мышцу. Методика опытов и показатели были те же, что и в вышеупомянутых исследованиях. В острых опытах на кроликах через различные сроки после перерезки спинного мозга изучалось функциональное состояние икроножной и передней большеберцовой мышц; определялись их реобазы (в в), хронаксия (в сигмах), фарадическая возбудимость (в см р. к.), мышечное напряжение (в г) и сократительные свойства (записывали кривую сокращения мышц в ответ на прямое одиночное раздражение их током от индукционной катушки с напряжением в первичной цепи 4 в). Для суждения о степени изменения функциональных свойств мышц и веса после оперативных вмешательств в острых опытах на 6 нормальных кроликах установлены все вышеперечисленные характерные для нормы показатели.

Установлено, что предел колебаний этих показателей между мышцами отдельных кроликов незначителен.

Наряду с этим в мышцах оперированных животных А. И. Комкова определяла содержание аденозинтрифосфорной кислоты, фосфокреатина и миозина. Совместные физиологические и биохимические исследования могли способствовать более точному установлению степени нарушения трофических процессов в мышечной ткани.

У 50 кроликов был перерезан спинной мозг на разных уровнях: у 1-й группы кроликов на уровнях L_6 , L_5 и L_4 , у 2-й группы кроликов на уровнях L_3 , L_2 , L_1 , D_{12} , D_4 , D_2 , D_1 , C_7 .

Перерезка спинного мозга производилась под новокаиновой и спиртовой анестезией (перед перерезкой на мозг, покрытый оболочкой, накладывались поочередно тампоны, сначала смоченные в 0.5%-м растворе новокаина, затем в чистом спирте).

После операции у всех кроликов развивался вялый паралич задних конечностей; они требовали тщательного ухода, так как у них нарушалась функция мочеиспускания.

В период от первых дней после операции до дня острого опыта у части кроликов измерялась мышечная возбудимость с тем, чтобы проследить, как в условиях выключения субординирующих влияний изменится мышечная возбудимость и какие установятся новые зависимости в соотношении возбудимости флексоров и экстензоров.

Измеряя возбудимость мышц до операции и после нее, мы получили данные, в основном подтверждающие наблюдения других исследователей (Jasper et Bonvallet, 1933; Жуков и Харитонов, 1935; Попова, 1937, и др.), показавших, что при перерезках различных сегментов мозга хронаксия мышц задних конечностей может повышаться и понижаться, а существующие до операции соотношения реобазы и хронаксии флексоров и экстензоров изменяются на обратные. С течением времени, согласно их данным и нашим, соотношения хронаксий становятся прежними. Возбудимость же мышц, по нашим данным, в зависимости от уровня и давности перерезки спинного мозга постепенно понижается.

Изложенные ниже результаты экспериментальных исследований распределяются на 2 группы.

1. После перерезки спинного мозга на уровнях от L_4 до L_6 (12 кроликов с давностью перерезки 11—30 дней, 10 — спустя 40—60 дней, 8 — через 3—5 месяцев).

2. После перерезки на уровнях от L_3 до C_7 (13 кроликов спустя 11—30 дней), после перерезок на уровнях L_1 — L_2 (5 кроликов с давностью 1—3 мес. и после перерезки на уровне D_1 (2 кролика спустя 60 дней).

Установлено, что у многих кроликов 1-й группы уже через 3—4 недели после операции хронаксия была длиннее, чем у мышц нормальных кроликов, возбудимость к фарадическому току ниже, мышечное напряжение и вес меньше, сократительные свойства изменены. Развившаяся к этому сроку атрофия постепенно прогрессировала, и через 50—60 дней все изучаемые нами показатели функциональных свойств и веса мышц в большей степени отличались от нормы, чем раньше. К 3—5 мес. вес мышц достигал 1—1½ г (вместо средней нормы 4.5—5 г). Резко снижалась возбудимость к фарадическому и гальваническому току, хронаксия

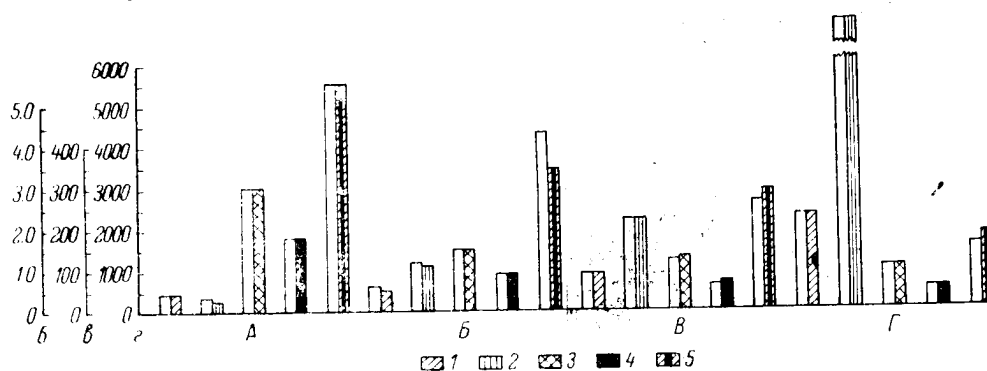


Рис. 1. Данные исследования функционального состояния и веса икроножных мышц у нормального кролика (А), кролика № 107 (В), кролика № 123 (В) и кролика № 118 (I).

По вертикали даны масштабы для: а — реобазы (в в) и фарадической возбудимости (в см р. к.); б — хронаксии (в сигмах); в — мышечного напряжения (в г); г — веса (в г). Белые столбики — правая мышца, остальные — левая. 1 — реобазы; 2 — хронаксия; 3 — фарадическая возбудимость; 4 — мышечное напряжение; 5 — вес мышц.

достигала 10—16 сигм (вместо средней нормы 0.260 сигм). Мышца утрачивала способность к развитию напряжения и сокращения.

Из рис. 1 видно, что на 30-й день после перерезки спинного мозга на уровне L₅—L₆ функциональное состояние икроножных мышц¹ у кролика № 107 отличается от функционального состояния нормального кролика: реобазы в этот период больше, хронаксия длиннее, фарадическая возбудимость ниже, мышечное напряжение и вес меньше, чем в норме.

Изменение функционального состояния мышц после перерезки спинного мозга на 50-й день (кролик № 107) и на 120-й день (кролик № 118), начавшееся с 25—30-го дня, увеличивается. К 120-му дню вес икроножной мышцы очень мал вследствие резко развившейся атрофии.

Из рис. 2 следует, что характер сокращения к 30-му дню (кролик № 107) после перерезки изменен по сравнению с нормой. В норме фаза сокращения и расслабления протекает очень быстро (рис. 2, А), через 30 дней после перерезки растянута как фаза сокращения, так и расслабления (рис. 2, В). Через 50 дней разница выражена еще больше (рис. 2, В), а к 120-му дню сократительные свойства утрачиваются и кривую сокращения мышцы записать невозможно.

У всех 3 кроликов появились характерные для этого уровня перерезки трофические нарушения в кожных покровах. У одного (№ 107) появились

¹ В схемах приведены данные исследования только икроножных мышц, так как в большеберцовых мышцах изменения имеют тот же характер.

язвы на крестце, у другого (№ 123) отторгнулся хвост и язвы имелись не только на крестце, но и на лапах, у 3-го (№ 118) атрофировались мышцы на всей поясничной области и отторгнулись полностью две фаланги на левой лапе. У всех животных к 17—18-му дню развились контрактуры задних конечностей.

Результаты физиологических исследований этого раздела находятся в полном соответствии с биохимическими данными. А. И. Комкова пока-

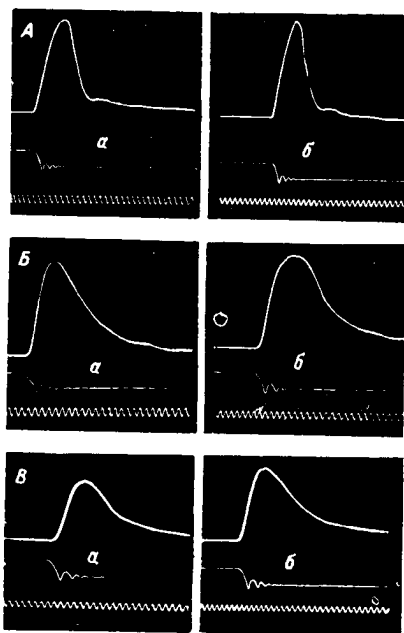


Рис. 2. Сокращения правой (а) и левой (б) икроножной мышцы у нормального кролика (А), кролика № 107 (В) и кролика № 123 (В).

Сверху вниз: миограмма; отметка раздражения; отметка времени (0.01 сек.).

зала, что содержание изучаемых ею биохимических веществ после перерезок спинного мозга на этих уровнях резко снижено.

На основании исследований этого раздела мы приходим к выводу, что при нарушении спинальной иннервации, обусловленной перерезкой хотя бы одного сегмента из числа образующих иннервацию мышц голени, в последних нарушается регуляция трофических процессов.

Установлено, что у 2-й группы кроликов в функциональных свойствах, весе и характере сокращения мышц даже через 30—45 дней не обнаруживалось каких-либо особо существенных отличий от нормы. Возбудимость мышц, претерпев небольшие субординационные изменения в первые дни, в последующие оставалась в пределах нормы.

Мышечное напряжение и вес оказывались измененными только через 45—50 дней. К этому сроку и сократительные свойства незначительно отличались от нормы. Даже через 2 мес. после перерезки спинного мозга на уровне D_1 мы не наблюдали изменений в мышцах, подобных тем, которые появляются у кроликов через 3—4 недели

после перерезки спинного мозга на уровне $L_5—L_6$ (как это указано в первом разделе). Изменения, происходящие в более поздние сроки (2—3 мес.) после перерезок спинного мозга на высоких уровнях, прослежены нами только у кроликов с перерезанным спинным мозгом на уровне $L_1—L_2$.

Результаты этих исследований показывают, что к этому сроку развиваются мышечные атрофии, а соответственно этому изменяются и функциональные свойства. У кроликов с перерезанным спинным мозгом на всех перечисленных в этом разделе уровнях не наблюдалось появления трофических нарушений в кожных покровах и не развивалось контрактур в задних конечностях.

На рис. 3 представлены данные исследования функциональных свойств и веса у 2 кроликов: кролика № 17 с перерезкой спинного мозга на уровне $D_1—D_2$ (давность операции 45 дней) и кролика № 28 с перерезкой на уровне $L_1—L_2$ (давность — 90 дней). Из рисунка видно, что функцио-

нальное состояние и вес мышц кролика через 45 дней после операции существенно не отличаются от нормы (рис. 1, А). Из представленных на рис. 4 кривых сокращения икроножных мышц у обоих кроликов видно, что фаза сокращения и расслабления через 45 дней после операции (кролик № 17) протекает так же быстро, как у нормального (рис. 2, А). Через 3 мес. кривая сокращения (кролик № 28) растянута как в фазе сокращения, так и в фазе расслабления, следовательно сократительные свойства к этому сроку резко изменились. А. И. Комковой показано, что в содержании изучаемых ею биохимических веществ в течение месяца после пере-

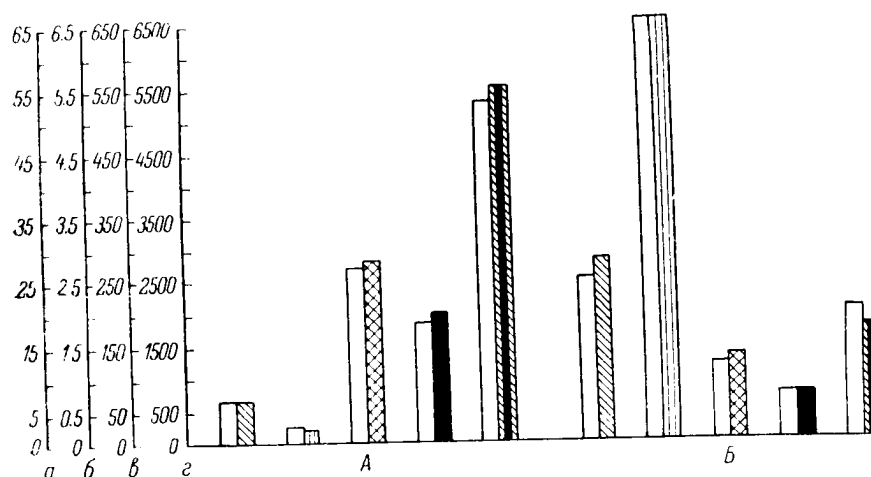


Рис. 3. Данные исследования функционального состояния и веса икроножных мышц у кролика № 17 (А) и № 28 (Б).

Обозначения те же, что на рис. 1.

резок спинного мозга в грудной области не обнаруживается существенных отличий от нормы, что вполне согласуется с нашими данными.

На основании данных второго раздела мы приходим к заключению, что для регуляции трофических процессов в исследуемых нами мышцах необходима сохранность функций нижних сегментов поясничной области L_4-L_6 .

Описанные нами данные являлись характерными для большинства подопытных кроликов 1-й и 2-й групп. Однако иногда наблюдались отклонения в скорости и степени выраженности этих изменений. У ряда кроликов (9 из 25) после операции уже на 10—12-й день появились трофические нарушения в мягких тканях и начинали развиваться контрактуры. К 15—18-му дню все эти явления были выражены в сильной степени. У этих кроликов и изменения в функциональных свойствах мышц обнаруживались раньше (на 15—17-й день вместо 3—4 недель), а также скорее развивалась атрофия. Обычно такие явления обнаруживались только у кроликов с перерезанным спинным мозгом не выше уровня L_3 .

Выясняя причины, обусловившие интенсивность и скорость развития этих изменений, мы обратили внимание на то, что как раз кролики этой группы бурно реагировали на перерезку спинного мозга (двигались, кричали), что указывало на недостаточную анестезию. При секции обращало на себя внимание состояние спинного мозга в области операционной

раны. Обычно спинной мозг был перерезан полностью и при визуальном осмотре казался неизменным. У этих же 9 кроликов оставались неперерезанными тяжи белого вещества спинного мозга или твердой мозговой оболочки, которые ущемлялись в костных обломках, или же костные обломки обнаруживались в самой мозговой ткани. Сам же мозг в месте операционной работы большей частью был размягчен. При осмотре внутренних органов часто можно было видеть по ходу кишечника точечные кровоизлияния.

Полагая, что у этих 9 кроликов перерезка спинного мозга сопровождалась сильным травматическим раздражением спинальных сегментов,

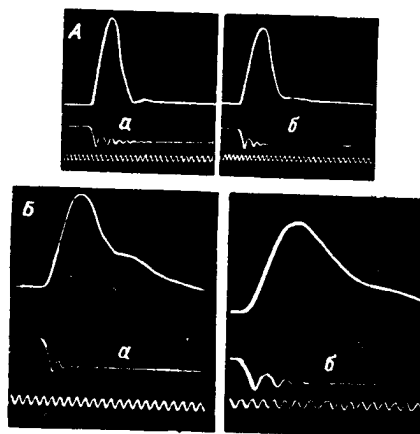


Рис. 4. Сокращения правой (а) и левой (б) икрожных мышц у кролика № 17 (А) и кролика № 28 (В).

Обозначения те же, что на рис. 2.

мы решили у 20 кроликов произвести заведомо «травматические» перерезки на разных уровнях поясничной области (от L_1 до L_6). Осуществление этого достигалось нарочито грубыми перерезками спинного мозга (при слабой анестезии или без нее) или же искусственным созданием условий для послеоперационного раздражения нервных образований спинного мозга путем вкладывания в центральный и периферический отрезки перерезанного спинного мозга острых костных обломков или же ватных тампонов, смоченных раздражающими веществами.¹ Из 20 кроликов после подобной операции выжили только 10. При этом вышеописанные изменения были лишь у тех, спинной мозг которых перерезался не выше L_3 . После травматических перерезок спинного мозга выше этого уровня

и у последней группы кроликов таких изменений не наблюдалось. У всех 10 кроликов после подобных операций всегда появлялись интенсивно выраженные трофические нарушения в мягких тканях (язвы на пояснице, копчике, крестце и задних лапах), у некоторых и на передних лапах (при травме спинного мозга в поясничной области), а также развивались контрактуры задних конечностей.

При развитии контрактурных явлений в мышцах этих лап наблюдалось повышение возбудимости (укорочение хронаксии и повышение фармакологической возбудимости). Через 30—40 дней возбудимость снижалась, мышечное напряжение уменьшалось и изменялся характер сокращения — удлинялась фаза сокращения и расслабления. На секции обнаруживались обычно те же изменения, какие характерны для особо выделенной нами группы кроликов. Сходные результаты последней группы кроликов с первой могли служить в какой-то мере подтверждением высказанного предположения о роли наличия травматического раздражения в сегментах спинного мозга.

Для краткости изложения мы не приводим рисунков, характеризующих данные исследования этой, особо выделенной группы кроликов,

¹ Для медленно действующего раздражения мы вкладывали тампон, смоченный в растворе розового масла с небольшой примесью скипидара (примерно 1 см³ масла и 1 капля скипидара).

так как изменения в их мышцах, отличаясь по интенсивности и срокам появления, совпадают с описанными в 1-й группе (рис. 1 и 2).

Биохимическими исследованиями установлено (Комкова, 1958), что снижение содержания изучаемых веществ (АТФ, фосфокреатина) в мышцах наблюдается не только после перерезок спинного мозга на уровне L_6-L_4 , но и на более высоких (до L_1).

Таким образом, в результате общих исследований выяснилось, что в то время как перерезка спинного мозга на уровнях L_5-L_6 даже независимо от характера операционной травмы сопровождалась изменением физиологических и биохимических процессов в мышцах, при перерезках на уровнях L_3-L_4 физиологические изменения наблюдались лишь только после травматических перерезок, биохимические же изменения — у всех животных, но с той особенностью, что в близкие ко дню операции сроки содержание изучаемых А. И. Комковой веществ было ниже, чем в более отдаленные: к 2 мес. у некоторых животных наблюдалось полное восстановление аденозинтрифосфорной кислоты и фосфокреатина. Такое нарушение регуляции трофических процессов в ранние послеоперационные сроки, по-видимому, могло зависеть от наличия обусловленного операцией травматического раздражения в сегментах спинного мозга.

Еще один признак, закономерно обнаруживаемый нами у всех кроликов после «травматических» перерезок, говорит в пользу наличия раздражения. У подобных кроликов чрезвычайно быстро и интенсивно развивались трофические нарушения в мягких тканях и контрактуры задних конечностей. Развитие же трофических нарушений и контрактур оценивается многими авторами как результат создавшегося раздражения в спинальных и вышележащих отделах нервной системы (Гинецинский, 1945; Литвак, 1949; Русецкий, 1954, и др.). Н. В. Бекаури (1959) также показала, что путем длительной повоканной анестезии, предшествующей грубой (травматической) перерезке спинного мозга в поясничной области, можно предотвратить (полностью или частично) развитие трофических нарушений, обычно проявляющихся при подобных перерезках, что также говорит в пользу этой точки зрения.

На основании исследований последнего раздела мы можем сделать заключение, что интенсивность и скорость развития трофических нарушений связана со степенью травматического раздражения спинного мозга.

Изложенные факты показывают, что сегментарная спинальная иннервация принимает участие в осуществлении трофических процессов в мышцах задних конечностей.

При нарушении спинальной иннервации, обусловленном перерезкой даже одного сегмента из числа образующих иннервацию мышц голени, через 3—4 недели после операции обнаруживаются существенные отличия от нормы в физиологических и биологических показателях. При анатомической же целостности всех сегментов, образующих иннервацию изучаемых мышц (высокие перерезки спинного мозга), и в более поздние сроки (через 6—7 недель) не обнаруживается существенных отклонений от нормы. Что касается тех трофических нарушений, которые наблюдаются в мышцах в более поздние сроки (через 2—3 мес.) после перерезки спинного мозга на высоких уровнях, то их, по-видимому, следует отнести за счет длительного отсутствия двигательной функции.

Установленное нами различие в интенсивности и сроках появления трофических нарушений после перерезки спинного мозга на уровне L_3-L_6 мы относим за счет разной степени травматического повреждения спинного мозга во время оперативного вмешательства.

Подтверждением такого предположения служат специально поставленные эксперименты, показывающие, что при искусственно создаваемом очаге раздражения в спинальных сегментах поясничной области все трофические нарушения развиваются наиболее интенсивно.

Выводы

1. После полных перерезок спинного мозга у кроликов на уровнях L_6-L_5 , начиная с 3—4 недель и постепенно прогрессируя, обнаруживались существенные отличия от нормальных кроликов в функциональных свойствах и весе икроножных и большеберцовых мышц (возбудимости и к гальваническому, и фарадическому токам ниже, хронаксия длиннее, мышечное напряжение меньше, сократительные свойства изменены и вес мышц меньше).

После перерезок спинного мозга на уровнях L_4-L_3 изменения в мышцах обнаруживались лишь при наличии обусловленного операцией травматического раздражения спинного мозга, от степени которого зависела интенсивность и скорость их развития.

2. После перерезок спинного мозга на уровнях от L_1 до S_7 даже через 6—7 недель в функциональных свойствах и весе изучаемых мышц существенных отличий от нормы не обнаруживалось. В более поздние сроки, очевидно вследствие отсутствия двигательной функции, начинала развиваться мышечная атрофия и появлялись связанные с ней изменения функциональных свойств.

ЛИТЕРАТУРА

- Белкаур И. В., Научн. сообщ. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, в. I, Л., 1959.
- Галицкая Н. А., Физиол. журн. СССР, т. XXXIX, № 6, 1953.
- Галицкая Н. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954.
- Гиневский А. Г., Военно-медиц. сб., II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1945.
- Жуков А. П. и С. А. Харитонов, Арх. биол. наук, т. XXXVIII, в. 1, 1935.
- Комкова А. И. Система аденозинтрифосфорной кислоты и миозина в скелетных мышцах после выключения их иннервации. Дисс. ЛГУ, Л., 1958.
- Литвак Л. Б., Тр. XV сессии Укр. психоневрол. инст., [т. XXIV (72)], Харьков, 1949.
- Нечаева Г. А. и Н. А. Куценко, Физиол. журн. СССР, т. XXXIX, № 6, 1953.
- Попова А. Ф. (1937). Цит. по: Ю. М. Уфлянд. Теория и практика хронаксиметрии. 2-й Ленингр. мед. инст. НКЗ СССР, Л., 1938.
- Русецкий И. И. Контрактуры конечностей. Медгиз, М., 1954.
- Jasper H. H. et M. Bonvallet, Compt. Rend. de la Soc. de biol., t. 113, 1933.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

УРОВЕНЬ КАЛЬЦИЯ КРОВИ И РЕАКЦИЯ НА АДРЕНАЛИН
МИГАТЕЛЬНОЙ ПЕРЕПОНКИ КОШЕК

М. П. МАРТЫНЕНКО

(Лаборатория физиологии желез внутренней секреции. Заведующая —
Е. Н. Сперанская)

Определенное содержание Са крови является одним из необходимых факторов нормального функционирования нервной системы. Гарвей и Макинтош (Harvey a. McIntosh, 1940) показали, что в отсутствие Са в перфузате, проходящем через верхний шейный узел, возбуждение симпатического нерва не вызывает освобождения ацетилхолина. Валензуэла и др. (Valenzuela, Huidobro a. Valdes, 1944) наблюдали после удаления околощитовидных желез нарушение ацетилхолинового метаболизма, что выражалось в прекращении сокращения поперечнополосатой мышцы в ответ на раздражение двигательного нерва. Введение Са непосредственно в кровеносное русло мышц восстанавливало передачу нервных импульсов.

Однако восстановление уровня Са крови не устраняет всех нарушений, вызванных удалением околощитовидных желез. Так, Букарт и Регние (Bouckaert et Regniers, 1930), изучая вазомоторные рефлексы с каротидного синуса, обнаружили, что удаление околощитовидных желез вызывает угнетение этих рефлексов. Введение Са приводило только к частичному восстановлению реакции, и лишь введение гормона Коллипа полностью восстанавливало вазомоторные рефлексы.

Аналогичные результаты были получены Р. С. Абрамзон и Е. Н. Сперанской-Степановой (1929). Изучая сердечно-сосудистую реакцию на адреналин у паратиреопривных животных, авторы пришли к выводу, что содержание Са крови при данной реакции не играет ведущей роли, что не согласуется с данными Д. Е. Альперн и М. И. Левантовского (1927).

В настоящей работе сделана попытка установить значение уровня Са крови для реакции мигательной перепонки у кошек на введение адреналина. Изменение содержания Са крови достигалось удалением околощитовидных желез и введениями оксалата натрия или хлористого кальция.

Методика

Для обездвиживания кошек применялся уретановый наркоз. Уретан — 1.5 г на 1 кг веса животного — вводился подкожно, за 4—6 часов до начала препаровки. У кошек отпрепаровывались бедренные вены и артерии с обеих сторон. Из левой артерии брали кровь для определения содержания общего Са. В центральный конец правой бедренной вены вставляли канюлю, через которую вводился адреналин (0.1 мл

0.1%-го раствора). В центральный конец правой бедренной артерии вводился 4%-й раствор оксалата натрия (Абрамзон и Сперанская-Степанова, 1929). Хлористый кальций в 10%-м растворе вводился в левую бедренную вену.

Мигательные перепонки обоих глаз кошки посредством серфинок через две пары блоков соединялись со шведскими рычажками. Для возвращения мышцы третьего века к исходному уровню применяли груз (2.5 г).

Полученные результаты

В первой, контрольной, группе опытов была изучена реакция интактных мигательных перепонок на введение адреналина (10 опытов). Введение 0.1 мл 0.1%-го раствора адреналина постоянно вызывало примерно равное

сокращение обеих мигательных перепонок. Отношение высот сокращений интактных мигательных перепонок равнялось 1.0. Длительность сокращения колебалась у разных кошек от 1.5 до 7.0 мин.,

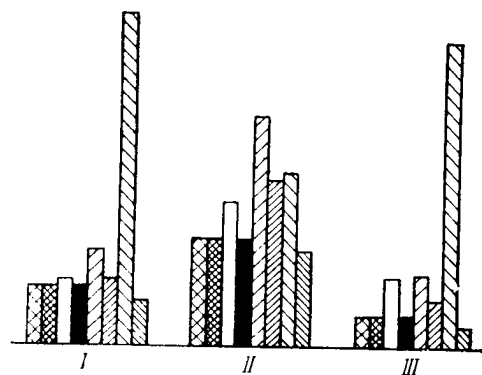


Рис. 1. Характеристика сокращения мигательных перепонок кошек при введении адреналина.

I — отношение высот сокращения; II — длительность сокращения; III — отношение площадей сокращения за 3 мин. Столбики слева направо: правое и левое веки у нормальных животных, правое десимпатизированное и левое интактное веки у нормальных кошек, десимпатизированное и интактное веки у нормальных кошек после введения оксалата натрия, десимпатизированное и интактное веки у кошек с удаленными околощитовидными железами.

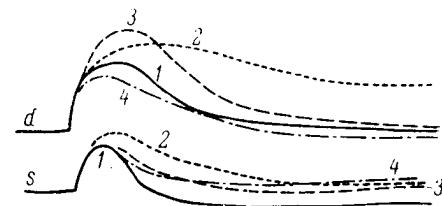


Рис. 2. Реакция мигательных перепонок кошки на введение адреналина.

d — сокращения десимпатизированных правых мигательных перепонки; s — сокращения интактных левых перепонки. 1 — в норме; 2 — после введения оксалата натрия нормальным кошкам; 3 — после удаления околощитовидных желез; 4 — после введения хлористого кальция кошкам с удаленными околощитовидными железами.

в среднем достигая 3.6 мин. Отношение площадей сокращений правых мигательных перепонки к площадям сокращения левых перепонки за 3 мин. равнялось 1.02 (рис. 1).

В остальных трех группах опытов правая мигательная перепонка была десимпатизирована за 7—10 суток до опыта, чтобы повысить ее чувствительность к адреналину.

Во второй группе опытов (13 опытов) на кошках с десимпатизированным правым веком введение адреналина вызвало несколько большие сокращения правой десимпатизированной мигательной перепонки, чем левой, интактной перепонки (рис. 2). Отношение высот сокращения десимпатизированной и интактной мигательных перепонки стало 1.08. Длительность сокращения десимпатизированной перепонки увеличилась в среднем до 4.8 мин., колеблясь у разных кошек от 3.7 до 8.0 мин. Отношение площадей сокращения за 3 мин. десимпатизированной и интактной перепонки равнялось 2.34 (рис. 1).

Чтобы выяснить, какова роль содержания Са крови в изменении адреналиновой реакции, была поставлена третья группа опытов (9 опытов), в которой уровень Са крови снижался введением оксалата натрия.

Оказалось, что снижение Са крови (до 8.4—5.8 мг%) вызывало усиление реакции на адреналин десимпатизированной перепонки. Высота сокращения десимпатизированной перепонки увеличилась в 1.6 раза по сравнению с интактной. Высота сокращения интактной перепонки по сравнению с контролем увеличилась в 1.1 раза. В результате снижения Са крови обе мигательные перепонки стали реагировать на адреналин контрактуноподобными сокращениями (рис. 2, 2), длящимися в среднем у десимпатизированных мышц 7.7 мин., у интактных — 5.6 мин. (рис. 1, 11).

Четвертая группа опытов была поставлена на паратиреопривных животных.

После удаления околощитовидных желез (19 опытов), вызвавшего некоторое снижение уровня общего Са сыворотки крови (с 11.0 до 9.7—1.0 мг%), резко усилилась реакция десимпатизированной мигательной перепонки на адреналин, в то время как интактная перепонка отвечала более низкими сокращениями, чем в норме (рис. 2, 3). Отношение высот сокращения десимпатизированной и интактной мышц составляло 5.6. Сокращение десимпатизированной мигательной перепонки приняло характер контрактуры, длящейся 4.0—8.2 мин. (в среднем 5.8). Отношение площадей сокращения составляло 9.83 (рис. 1, 111).

Добавочное снижение содержания Са крови у паратиреоидэктомированных кошек введением оксалата натрия еще более удлиняет период сокращения десимпатизированной мышцы (в среднем до 10.9 мин.), появляется контрактура при сокращении интактной мышцы. Введение хлористого кальция, восстанавливающего прежний уровень Са крови, уменьшает разницу в реакции на адреналин десимпатизированной и интактной перепонки (рис. 2, 4).

Заключение

Снижение Са крови, вызванное введением оксалата натрия или облученное экстирпацией околощитовидных желез, различно влияет на реакцию мигательных перепонки кошки на введение адреналина.

Снижение Са крови оксалатом натрия приводит к некоторому усилению сокращения обеих мигательных перепонки на введение адреналина и к развитию значительных контрактур.

Удаление околощитовидных желез в первую очередь сказывается на усилении сокращения десимпатизированной мигательной перепонки на адреналин, интактная мигательная перепонка при этом реагирует почти как у нормальных животных.

По-видимому, изменение реактивности мигательной перепонки к адреналину у кошек с удаленными околощитовидными железами связано не только с падением Са крови, но и с другими, пока еще не известными факторами. Исследования в этом направлении продолжаются.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамзон Р. С. и Е. Н. Сперанская-Степанова, *Арх. биол. наук*, т. XXIX, в. IV, 1929.
 Альперн Д. Е. и М. И. Левантовский, *Тр. Укр. психоневрол. инст.*, в. 4, 1927.
 Bouckaert J. J. et P. Regniers, *Arch. intern. Pharmacodyn. et de thérapie*, v. XXXIX, 1930.
 Harvey A. M. and F. C. McIntosh, *Journ. Physiol.*, v. 97, № 3, 1940.
 Valenzuela F., F. Huidobro and R. Valdés, *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, v. 57, № 1, 1944.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭФФЕРЕНТНОЙ
И АФФЕРЕНТНОЙ ИМПУЛЬСАЦИЙ В УСИЛИВАЮЩЕМ НЕРВЕ
СЕРДЦА**

Е. Г. ПЕТРОВА

(Лаборатория электрофизиологии. Заведующий — В. Е. Делов)

Задача настоящей работы заключалась в том, чтобы изучением эфферентной и афферентной импульсаций в волокнах усиливающего нерва сердца дополнить сведения о роли усиливающего нерва в осуществлении функциональной связи между центральной нервной системой и сердечной мышцей.

И. П. Павлов выделил усиливающий нерв среди других нервных веточек, идущих к сердцу, потому что при определенных условиях раздражения этой веточки он наблюдал восстановление работы остановленного сердца или усиление сокращений сердца наряду с незначительным повышением кровяного давления и почти неизменной частотой пульса.

Известны работы, выполненные сотрудниками И. П. Павлова с целью выяснения природы усиливающего нерва (Заградин, 1894; Калмыков, 1925), а также работы, появившиеся в последние годы и выполненные с применением более совершенных методов исследования для выяснения физиологической характеристики этого нерва. Имеются в виду работы по изучению венозного кровообращения (Райскина и Самойлова, 1956), обмена фосфорных соединений в сердечной мышце (Райскина, 1956) и электрокардиограммы (Петрова, 1955) при раздражении усиливающего нерва. Однако изучение эфферентной и афферентной импульсаций, непосредственно отражающих как активность нервных клеток в центральных образованиях, связанных с деятельностью сердца, так и активность рецепторов самого сердца, представлялось весьма важным для более полного понимания физиологической роли усиливающего нерва в регуляции сердечной деятельности.

Методика

Опыты проводились в основном на кошках и частично на собаках. Всего было поставлено около 80 опытов. У животных под амиталовым наркозом и при искусственном дыхании вскрывалась грудная клетка путем резекции ребер с 1-го по 6-е с правой стороны, удалялась верхняя доля правого легкого и производилась препаровка усиливающего нерва и других нервных веточек, идущих к сердцу. Центральный (при регистрации эфферентных импульсов) или периферический (при регистрации афферентных импульсов) конец исследуемой веточки укладывался на отводящие электроды. Оперированное животное помещалось в экранированный ящик. Регистрация импуль-

сов производилась на двухлучевом катодном осциллографе при таком усилении, при котором 1 мм отклонения луча на фотопленке соответствовал 10 мкв. Отметка времени — 50 в 1 сек.

Полученные результаты

Полученные данные указывают на то, что эфферентная импульсация в усиливающем нерве сердца представлена преимущественно медленными нерегулярными колебаниями, относящимися к волокнам типа *B* и *C*, длительностью около 20 мсек. и амплитудой 10—20 мкв, хотя в отдельных опытах можно было наблюдать и более быстрые импульсы, относящиеся к волокнам типа *A* (рис. 1).

При определении типа волокон (*A*, *B* и *C*) мы пользовались общепринятой классификацией, по которой электрофизиологическая характери-

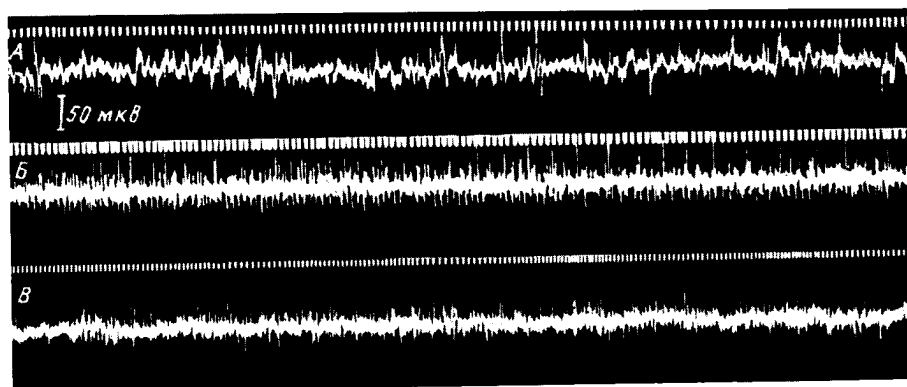


Рис. 1. Эфферентная импульсация в усиливающем нерве сердца.

A, *B*, *B* — разные опыты.

стика нервного волокна определяется скоростью проведения волны возбуждения. Тонкие волокна проводят волну возбуждения медленнее, толстые волокна — быстрее.

Сравнивая эфферентные импульсы в волокнах усиливающего нерва в условиях относительного покоя животного с импульсами в других, идущих к сердцу веточках, мы не могли отметить какого-либо принципиального отличия. Во всех исследуемых сердечных веточках можно было зарегистрировать импульсы, характерные для волокон трех типов — *A*, *B* и *C*.

Для более подробного изучения эфферентной импульсации в волокнах усиливающего нерва мы воспользовались реакцией на введение адреналина, которой в настоящее время широко пользуются многие исследователи при изучении эфферентной импульсации в нервных проводниках.

Известно, что повышение кровяного давления после введения адреналина приводит к рефлекторному повышению тонуса центра блуждающего нерва. Следовательно, если в усиливающем нерве имеются парасимпатические волокна, мы должны получить после введения адреналина усиление эфферентной импульсации. Если, наоборот, в усиливающем нерве преобладают симпатические волокна, эфферентная импульсация должна будет уменьшиться.

Действительно, в некоторых опытах эфферентная импульсация усиливалась после внутривенного введения адреналина (1 : 1000 — 1 мл) и уменьшалась после введения ацетилхолина (1 : 1000 — 0.5 мл).

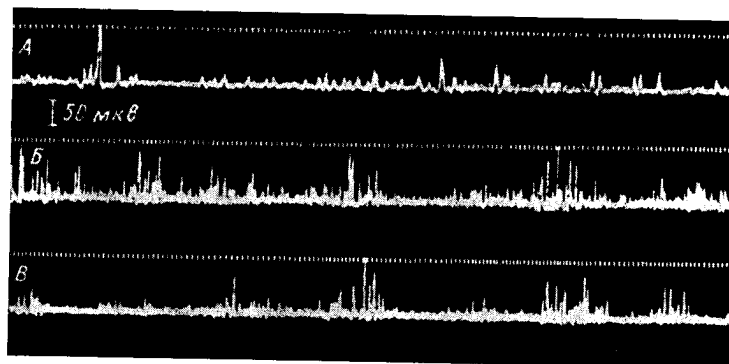


Рис. 2. Влияние адреналина на эфферентную импульсацию в усиливающем нерве.

A — до введения адреналина; B — сразу после введения; B' — через 2 мин. после введения.

На представленных осциллограммах одного из опытов на собаке (рис. 2) до введения адреналина имели место медленные нерегулярные импульсы, характерные для волокон типа C, с частотой в среднем около 20 в сек.; импульсация становилась более частой сразу после внутривен-

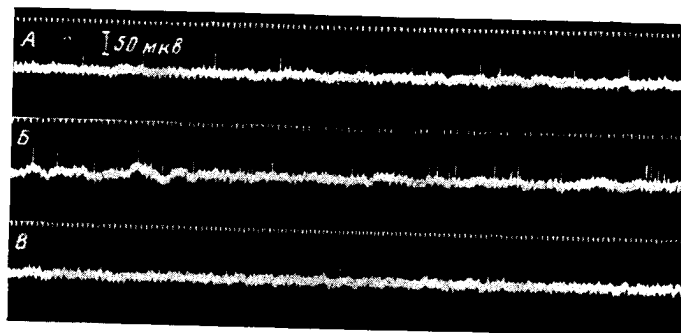


Рис. 3. Влияние перерезки блуждающего нерва на эфферентную импульсацию в усиливающем нерве.

A — до перерезки; B — момент перерезки; B' — после перерезки.

ного введения адреналина. Вместе с тем появлялись импульсы, типичные для волокон B, и обнаруживалась более четкая синхронизация импульсов с пульсовыми ударами.

В других же опытах эфферентная импульсация уменьшалась после введения такой же дозы адреналина. По-видимому, у одних животных

в усиливающем нерве преобладали парасимпатические волокна, у других — симпатические волокна. Для того чтобы еще раз убедиться в этом, мы применили испытанный в физиологии способ перерезок. Как показано на рис. 3, эфферентная импульсация исчезала после перерезки блуждающего нерва, однако в других опытах она исчезала после перерезки симпатического ствола на шее или только после последовательной перерезки всех симпатических веточек, идущих к сердцу от *g. stellatum* (рис. 4).

Таким образом, опыты с введением адреналина, ацетилхолина и с перерезкой блуждающего и симпатического нервов дают основание считать,

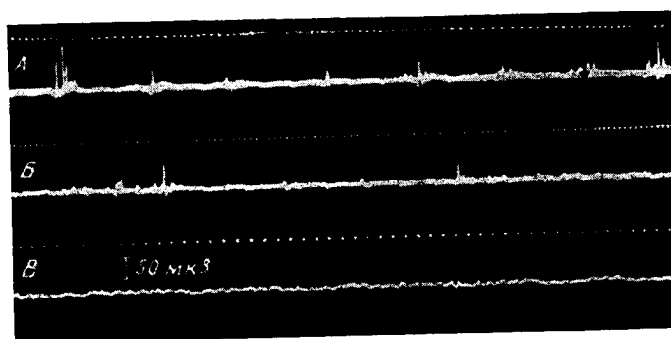


Рис. 4. Влияние перерезки симпатических ветвей.

А — до перерезки; Б — сразу после перерезки; В — через 5 мин. после перерезки.

что усиливающий нерв имеет в своем составе как симпатические, так и парасимпатические волокна, причем у отдельных животных наблюдается преобладание тех или других волокон.

Такое заключение вполне согласуется с данными Шефера и его сотрудников (Marguth, Raule и. Schaefer, 1951) и с нашими данными, полученными в предыдущих электрокардиографических исследованиях (Петрова, 1955). Шефер с сотрудниками, изучая токи действия в центробежных сердечных нервах, в том числе и в усиливающем нерве (хотя авторы не выделяли его и не называли усиливающим), приходят к выводу о том, что почти все сердечные нервы имеют симпатические и парасимпатические волокна. Изучение электрокардиограммы при раздражении усиливающего нерва в нашей предыдущей работе также привело к выводу о том, что усиливающий нерв содержит в себе не только симпатические, но и парасимпатические волокна.

Как показали наши дальнейшие исследования, кроме эфферентной импульсации в усиливающем нерве сердца имеет место афферентная импульсация, в основном представленная относительно быстрыми колебаниями с амплитудой 30—100 мкВ и с частотой 50—90 колебаний в 1 сек. (рис. 5).

Почти на всех представленных осциллограммах можно отметить синхронизацию афферентных импульсов с пульсовыми ударами; вместе с тем нередко можно было наблюдать группирование импульсов и в ритме дыхания, что свидетельствует о наличии в усиливающем нерве волокон, связанных с рецепторами, заложенными в дуге аорты и в легких.

Следует отметить, что при относительно нормальном функциональном состоянии сердца (животное под наркозом) афферентная импульсация в усиливающем нерве мало отличается от афферентной импульсации в других сердечных веточках. Однако при некоторых воздействиях (введение адреналина, нитроглицерина) афферентная импульсация в усиливающем нерве и в других сердечных веточках изменялась неодинаково. Так, введение в кровь адреналина приводило к быстрому и значительному

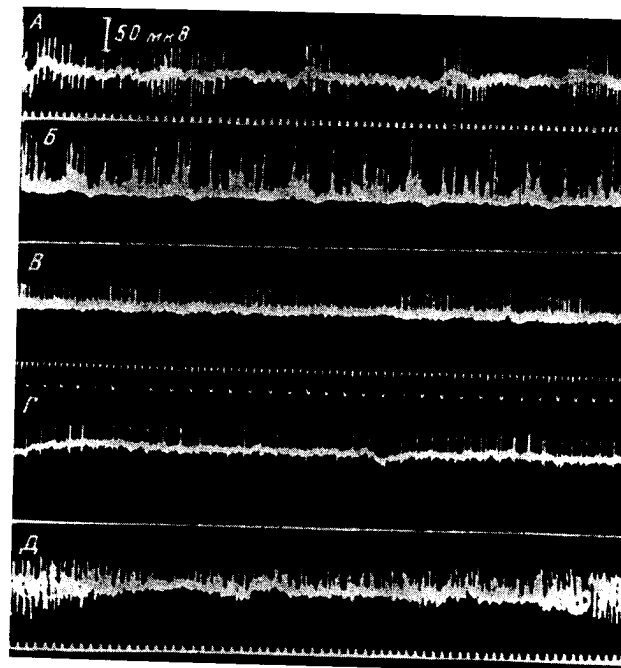


Рис. 5. Афферентная импульсация в усиливающем нерве.

А, Б, В, Д — исходная импульсация в разных опытах; В, Г — афферентная импульсация в одном опыте при разной скорости движения пленки.

возрастанию афферентной импульсации в усиливающем нерве как по частоте, так и по амплитуде (рис. 6). Примерно такое же возрастание афферентной импульсации можно было наблюдать и в нижнем сердечном нерве. В то же время внутривенное введение нитроглицерина приводило к исчезновению афферентных импульсов в усиливающем нерве и почти не изменяло афферентной импульсации в нижнем сердечном нерве (рис. 6, Г).

Можно предположить, что такое поведение афферентной импульсации прежде всего связано с изменением кровяного давления. Падение кровяного давления и резкое расширение коронарных сосудов при введении нитроглицерина приводят к подавлению активности рецепторов коронарных сосудов, следствием чего является исчезновение афферентных импульсов в усиливающем нерве. Волокна нижнего сердечного нерва, по-видимому, не связаны с рецепторами коронарных сосудов,

и поэтому введение нитроглицерина почти не изменяет афферентной импульсации в нижнем сердечном нерве. Значительное повышение кровяного давления при введении адреналина повышает активность всех прессорецепторов сердца и аорты, поэтому афферентная импульсация в усиливающем нерве и в нижнем сердечном нерве возрастает.

Не исключена возможность изменения афферентной импульсации в усиливающем нерве и за счет изменения активности рецепторов, зало-

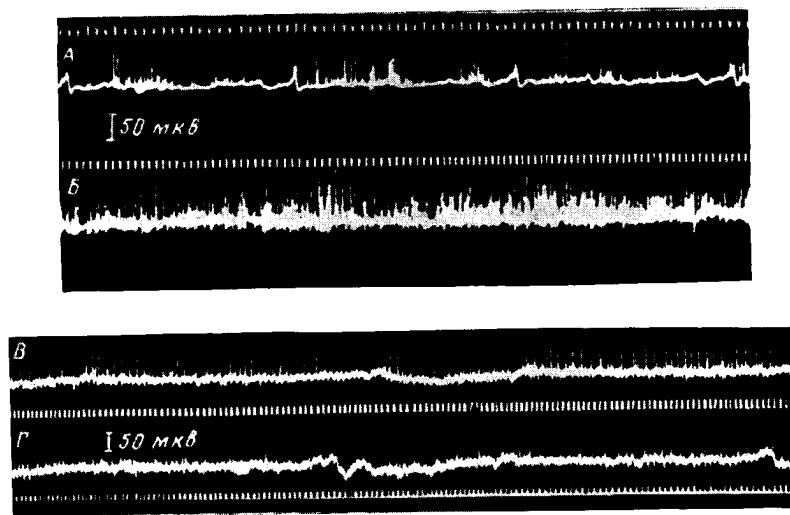


Рис. 6. Влияние адреналина и нитроглицерина на афферентную импульсацию в усиливающем нерве.

А — до введения адреналина; Б — сразу после введения адреналина; В — до введения нитроглицерина; Г — сразу после введения нитроглицерина.

женных в сердечной мышце. Высокое кровяное давление наряду с расширением коронарных сосудов при введении адреналина способствует улучшению кровоснабжения сердечной мышцы и создает благоприятные условия для повышения активности этих рецепторов. При введении же нитроглицерина кровяное давление понижается и, несмотря на резкое расширение коронарных сосудов, кровоснабжение сердечной мышцы становится недостаточным, активность рецепторов уменьшается, что выражается отсутствием афферентных импульсов в волокнах усиливающего нерва. Такое предположение тем более вероятно, что в настоящее время в отношении рецепторных образований признается поливалентная форма рецепторных приборов.

Имея в виду данные наших предыдущих электрокардиографических исследований и сравнивая результаты, полученные при регистрации афферентных импульсов в усиливающем нерве и в нижнем сердечном нерве при введении адреналина и нитроглицерина, можно сделать вывод о том, что афферентная импульсация усиливающего нерва действительно отражает активность прессорецепторов коронарных сосудов и аорты, а также рецепторов, не связанных непосредственно с коронарными сосудами, но находящихся в зависимости от степени кровоснабжения сердечной мышцы.

Выводы

1. Усиливающий нерв осуществляет двустороннюю связь между центральной нервной системой и сердцем, проводя как центробежные, так и центростремительные импульсы.
2. Центробежные волокна усиливающего нерва могут быть симпатическими и парасимпатическими.
3. Аfferентные импульсы в усиливающем нерве отражают активность прессорецепторов коронарных сосудов и аорты, а также, возможно, активность рецепторов, заложенных в сердечной мышце.

ЛИТЕРАТУРА

- Заградин П. Г. К физиологии и фармакологии усиливающего нерва сердца. Дисс. СПб., 1894.
- Калмыков М. П. Русск. физиол. журн., т. VIII, в. 5—6, 1925.
- Петрова Е. Г. Тез. докл. научн. сессии, посвящ. пробл. физиол. и патол. сердечно-сосудистой системы. Тбилиси, 1955.
- Райскина М. Е., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLI, № 5, 1956.
- Райскина М. Е. и З. Т. Самойлова, Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLI, № 6, 1956.
- Marguth H., W. Raule und H. Schaefer. Pflüg. Archiv ges. Physiol., Bd. 254, H. 3, 1951.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТНОСИТЕЛЬНО
МЕДЛЕННЫХ И БЫСТРЫХ КОЛЕБАНИЙ ПОТЕНЦИАЛОВ
АФФЕРЕНТНЫХ ИМПУЛЬСОВ В НЕРВАХ ПОЧКИ**

Ю. Л. ПИНЕС

(Лаборатория электрофизиологии. Заведующий — В. Е. Делов)

За последнее время получены данные о наличии, помимо быстрых, также и относительно медленных колебаний потенциалов афферентных импульсов в нервах некоторых внутренних органов. Зарубежные авторы отмечали импульсацию медленного типа только при значительных по силе раздражениях (Tower, 1933; Gernand a. Zotterman, 1946). Выявление такой импульсации, по их мнению, связано с ухудшением функционального состояния рецепторно-нервных аппаратов, либо обусловлено возбуждением нервных окончаний, осуществляющих болевую рецепцию. Сотрудниками Лаборатории электрофизиологии Института физиологии им. И. П. Павлова, однако, было показано (на примере желудочно-кишечного аппарата), что импульсация медленного типа может возникать также и при применении естественных адекватных возбудителей деятельности внутренних органов (Замятина, 1954, 1957; Делов, Замятина и Киселев, 1957).

Настоящая работа посвящена изучению медленной афферентной импульсации в нервах почек в связи с некоторыми ее пороговыми и функциональными соотношениями с быстрой импульсацией.

Методика

Опыты проводились на кошках под неглубоким наркозом (1%-й раствор тиопенталнатрия вводился в бедренную вену по ходу опыта). В почечном сплетении отпрепаровывались наиболее крупные нервы. Потенциалы афферентных импульсов отводились с периферических отрезков данных нервов серебряными электродами. Животное экранировалось. Отводимые потенциалы подавались на вход четырехкаскадного усилителя и регистрировались катодным осциллографом. Частотная характеристика усилителя была прямолинейна в диапазоне 10—1500 гц. Чувствительность установки равнялась 1 мкв на 1 мм отклонения луча на экране осциллографа. Химические вещества вводились как в бедренную вену, так и непосредственно в сосуды почки через одну из ветвей почечной артерии. В ряде опытов определялось кровонаполнение почек онкометрическим способом.

Полученные результаты

Без каких-либо специальных воздействий на почку в почечных нервах обнаруживались, как правило, только быстрые колебания афферентных потенциалов длительностью 1—2 мсек. и амплитудой до 30 мкв. Медлен-

ные колебания длительностью до 20 мсек. и амплитудой 10—30 мкв выявлялись в нервах почки наряду с изменениями быстрых колебаний при воздействиях на сосудистое русло почки или почечную лоханку механическими, биологически активными, химическими или осмотическими раздражителями. Применяемые нами воздействия на поверхность почки выявляли только медленную импульсацию.

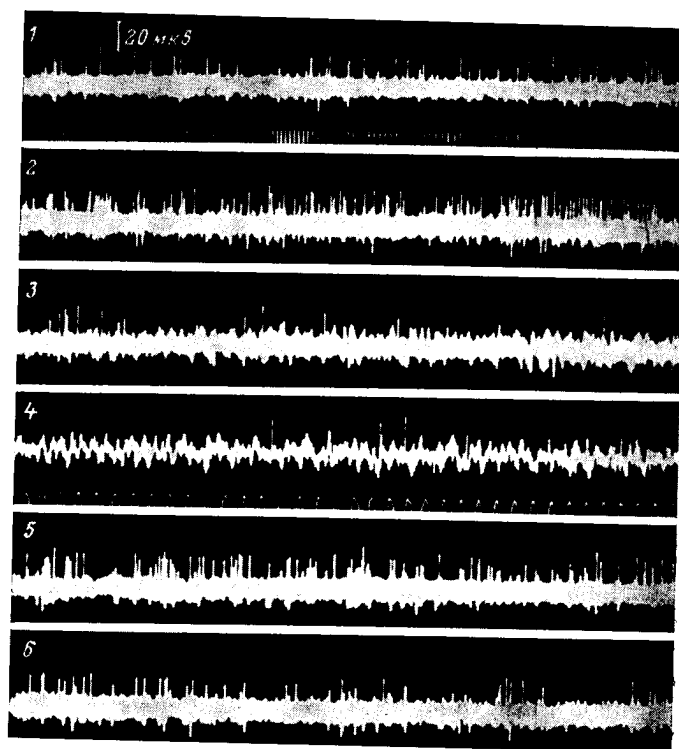


Рис. 1. Изменение афферентной импульсации в нервах почки после пережатия почечной артерии.

1 — исходная импульсация; 2 — импульсация через 1 мин. после пережатия артерии; 3 — то же через 3.5 мин.; 4 — то же при большей скорости движения киноплёнки; 5, 6 — импульсация соответственно через 0.5 и 2 мин. после снятия зажима с артерии. Отметка времени — 0.02 сек.

После нарушения кровообращения в почке, вызываемого пережатием почечной артерии, частота быстрых осцилляций вначале несколько возрастала, а через 2—5 мин. снижалась по сравнению с исходным уровнем. На фоне ослабления быстрой импульсации выявлялись медленные колебания потенциалов амплитудой до 10—15 мкв (рис. 1). Они исчезали, когда зажим с артерий был снят и почечное кровообращение, а также быстрая импульсация восстанавливались (быстрая импульсация при своем восстановлении проходила в ряде случаев стадию учащения).

После пережатия почечной вены вследствие нарушения оттока крови сосуды почки расширялись, объем почки увеличивался, а быстрая импульсация значительно возрастала по частоте (до 250 в сек.) и амплитуде (до 40 мкв). Несмотря на продолжающееся раздражение, быстрая импульса-

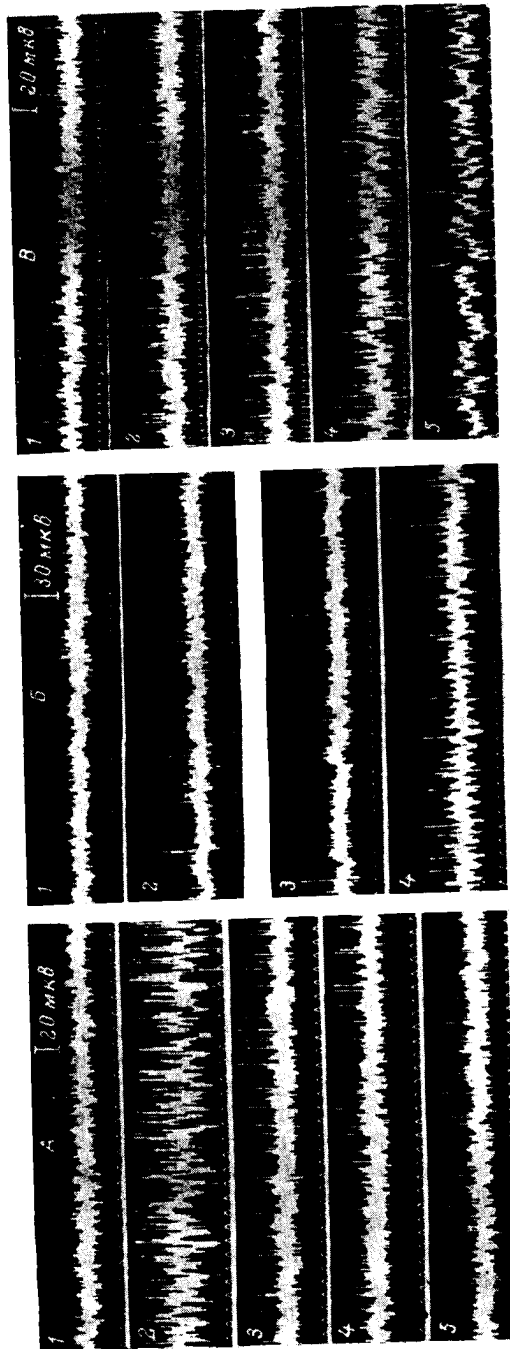


Рис. 2. Изменение афферентной импульсации в нервах почки в ответ на введение в почечную артерию никотина (А), ацетилхолина (Б) и хлористого натрия (В).

А: 1 — исходная импульсация; 2, 3, 4, 5 — импульсация соответственно через 0.25, 1.5, 3 и 3.5 мин. после введения в почечную артерию 25 мкг никотина в концентрации 10^{-4} ; В: 1, 2 — до и непосредственно после введения в почечную артерию 1 мкг ацетилхолина; 3, 4 — соответственно до и непосредственно после введения в почечную артерию 8%-го раствора хлористого натрия; 5 — после введения 8%-го раствора (регистрация процессов при большей скорости движения киноплёнки). Отметка времени — 0.02 сек.

ция постепенно ослаблялась. Через 5—20 мин., когда быстрая импульсация оставалась еще несколько усиленной сравнительно с исходным (до пережатия вены) уровнем, могли выявляться медленные колебания потенциалов амплитудой 10—15 мкв. После снятия зажима с вены медленная импульсация исчезала наряду с восстановлением почечного кровообращения.

Следует отметить, что медленная импульсация в нервах почки выявляется также после введения в почечную артерию 1—2 мл физиологического раствора, через который в течение 5—10 мин. пропусклся углекислый газ из баллона. Эта импульсация амплитудой до 10 мкв возникала одновременно с учащением быстрой импульсации амплитудой до 30 мкв.

Медленная импульсация отчетливо выявляется в нервах почки после введения в почечную артерию ряда химических веществ.

Введение в сосуды почки 25—50 мкг никотина в концентрации 10^{-4} сразу же выявляло интенсивную афферентную импульсацию, представленную как быстрыми, так и медленными осцилляциями. Амплитуда медленных осцилляций достигала 30 мкв. В течение 2—3 мин. после введения никотина происходило ослабление потенциалов, причем медленные потенциалы исчезали раньше, чем быстрые (рис. 2, А).

Наиболее интенсивная медленная импульсация возникала в ответ на введение ацетилхолина. В отдельных случаях уже 0.5 мкг ацетилхолина в концентрации 10^{-6} могли вызывать наряду с быстрыми осцилляциями амплитудой 20—40 мкв появление медленных осцилляций амплитудой 10—15 мкв. Однако, как правило, малые дозы ацетилхолина (0.25—0.5 мкг) выявляли либо усиливали только быстрые осцилляции, в то время как медленные осцилляции возникали лишь при несколько большем количестве (1—10 мкг и выше) ацетилхолина (рис. 2, Б). После введения 250 мкг ацетилхолина в

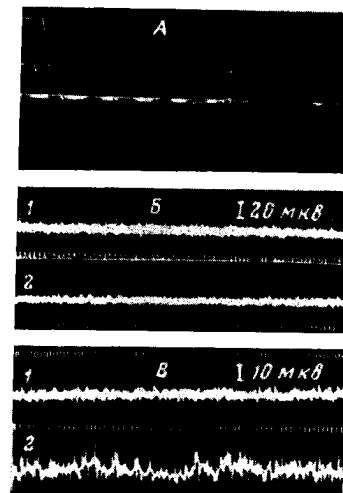


Рис. 3. Изменение быстрой и медленной импульсаций в нервах почки после введения в общее кровяное русло адреналина.

А: верхняя линия — регистрация объема почки; средняя — отметка момента введения в бедренную вену 250 мкг адреналина; нижняя — отметка времени (40 ударов в 1 мин.). Б: быстрая афферентная импульсация до (1) и после (2) введения в бедренную вену 500 мкг адреналина. В: медленная импульсация до (1) и после (2) введения в бедренную вену 50 мкг адреналина. Отметка времени для Б и В — 0.02 сек.

концентрации 10^{-3} амплитуда медленных потенциалов превышала 30 мкв. Нужно отметить, что эти осцилляции исчезали в течение 1—1.5 мин. после введения ацетилхолина, хотя частота быстрой импульсации сохранялась еще усиленной.

Гистамин выявлял медленные осцилляции (вместе с быстрыми) только в относительно большом количестве (100—250 мкг). При меньших дозах гистамина наблюдалось возрастание лишь быстрых осцилляций. Как и в опытах с никотином или ацетилхолином, медленная импульсация, вызываемая гистамином, исчезала раньше (в течение 0.5—1 мин.), чем быстрая импульсация.

Изотонические растворы активных веществ в ряду Гоффмейстера — сульфата натрия, фосфата натрия или карбоната натрия, — вводимые

в почечную артерию, выявляли интенсивную афферентную импульсацию в виде быстрых и относительно медленных осцилляций. Амплитуда медленных осцилляций достигала 30 мкв. При повторных введениях того же количества указанных растворов выявлялась медленная импульсация большей амплитуды, но быстрые осцилляции при этом несколько угнетались. Введение же в почечную артерию изотонических растворов менее активных веществ в ряду Гоффмейстера — хлористого, бромистого, уксуснокислого или азотнокислого натрия — не выявляло медленную импульсацию и не сопровождалось значительным усилением быстрой импульсации.

В качестве гипертонических растворов использовались 1%-й, 2%-й, 4%-й и 8%-й растворы хлористого натрия, а в качестве гипотонических растворов — 0.4%-й и 0.2%-й растворы хлористого натрия, а также дистиллированная вода. После введения в почечную артерию 1%-го, 2%-го и 4%-го растворов быстрые осцилляции усиливались в нервах почки главным образом по частоте в прямой зависимости от степени гипертоничности растворов. После же введения 8%-го раствора быстрые осцилляции угнетались по частоте и амплитуде, но выявлялись медленные колебания потенциалов амплитудой до 20 мкв (рис. 2, В). Аналогичные соотношения между быстрыми и медленными осцилляциями отмечались после введения гипотонических растворов

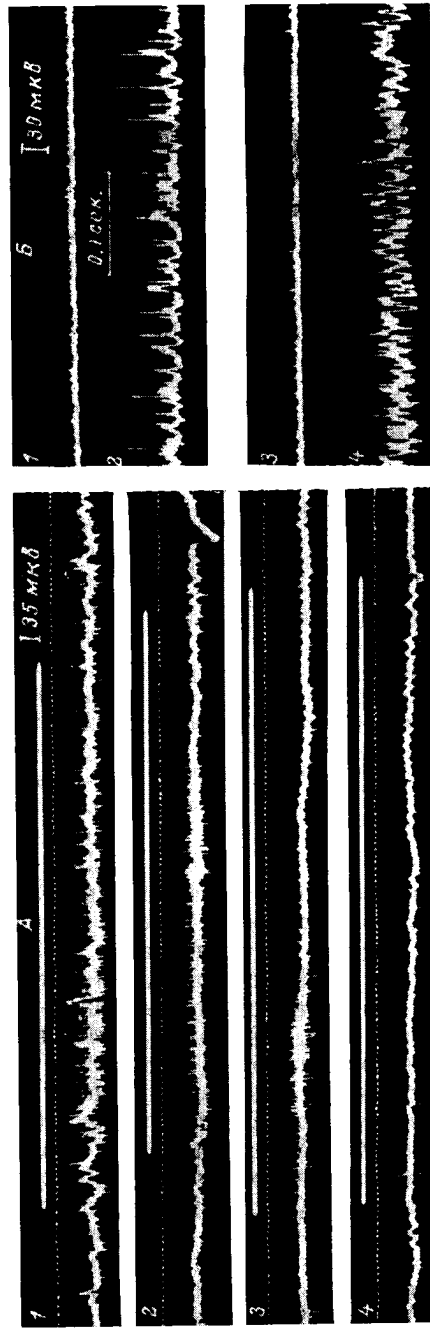


Рис. 4. Изменение афферентной импульсации в нервах почки при воздействии на почечную лоханку и мочеточник. А: 1, 2, 3, 4 — импульсация при последовательном введении в лоханку через мочеточник по 1.5 мл физиологического раствора. Отметка времени — 0.05 сек. Верхняя линия — исходная регистрация; 2 — быстрая и медленная импульсация после введения в лоханку 10 мл физиологического раствора; 3 — исходная регистрация после введения в лоханку 10 мл физиологического раствора; 4 — медленная импульсация после введения в лоханку 50 мкг ацетилхолина в концентрации 10^{-4} на фоне угнетения быстрых осцилляций предварительным введением 10 мл физиологического раствора.

воды: 0.4%-й и 0.2%-й растворы усиливали быстрые осцилляции по частоте в прямой зависимости от степени гипотоничности растворов, а дистиллированная вода, угнетая быстрые осцилляции, выявляла в то же время относительно медленные колебания потенциалов. Спустя 1—3 мин. после окончания введения 8%-го раствора хлористого натрия или дистиллированной воды, когда медленная импульсация исчезала, быстрая выявлялась вновь.

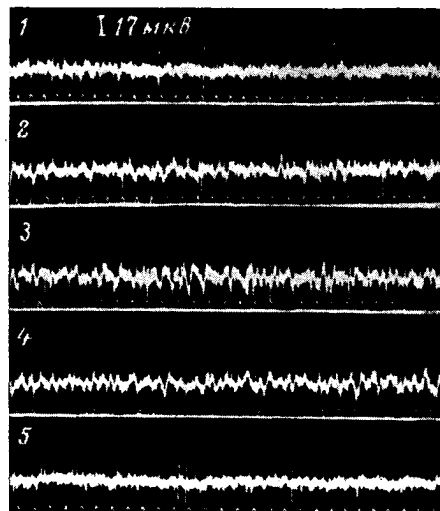


Рис. 5. Афферентная импульсация в нервах почки после смазывания поверхности почек ацетилхолином.

1 — исходная импульсация; 2, 3, 4, 5 — импульсация соответственно через 20, 40, 80 и 120 сек. после смазывания ацетилхолином в концентрации 10^{-3} . Отметка времени — 0.02 сек.

Иногда можно было зарегистрировать медленные колебания потенциалов амплитудой до 10 мкВ без каких-либо предварительных механических или фармакологических воздействий. Эти колебания возрастали по амплитуде и частоте после введения в общее кровяное русло или в почечную артерию адреналина (рис. 3, В). Быстрые же осцилляции, обычно регистрируемые в исходных условиях эксперимента, ослаблялись адреналином (рис. 3, В). В том же направлении происходили и циркуляторные изменения в почке, определяемые изменением ее объема онкометрической методикой (рис. 3, А); объем почки уменьшался после введения адреналина.

Некоторые соотношения между быстрыми и медленными осцилляциями в нервах почки были прослежены также при воздействиях на почечную лоханку и мочеточник. Быстрые осцилляции возникали или возрастали по частоте и амплитуде в связи с повышением внутрилоханоч-

ного давления (давление в лоханке определялось в миллиметрах водяного столба флеботонометром, игла которого вводилась в лоханку через паренхиму почки). Быстрое и значительное повышение давления при введении через мочеточник 1—3 мл физиологического раствора вызывало резкое и интенсивное возрастание импульсации по частоте (до 80 в сек.) и амплитуде (свыше 100 мкВ). При ряде повторных введений физиологического раствора в мочеточник (общее количество 6—10 мл) отмечалось угнетение быстрой импульсации различной степени (рис. 4, А).

Помимо интенсивной быстрой высоковольтной импульсации, введение в мочеточник 1—2 мл физиологического раствора выявляло также медленные колебания потенциалов амплитудой порядка 10 мкВ. Последние сохранялись только около 30 сек. и затем исчезали, в то время как быстрые осцилляции оставались еще 2—2.5 мин. значительно усиленными.

Кроме механического раздражения, медленные осцилляции вызывались некоторыми биологически активными агентами. Так, введение в мочеточник 50—100 мкг гистамина или адреналина сопровождалось появлением не только быстрой, но и медленной импульсации амплитудой до 15 мкВ. После же введения 50—100 мкг ацетилхолина в концентрации 10^{-4} выявлялись медленные осцилляции амплитудой до 30 мкВ. Обычно

Такая импульсация появлялась одновременно с быстрой, но если ввести в мочеточник значительное количество физиологического раствора, которое угнетает быструю импульсацию, а вслед за этим вновь подействовать ацетилхолином, то в нервах почки можно зарегистрировать только медленные осцилляции без быстрых (рис. 4, Б).

При воздействии на поверхность почки отмечались иногда медленные колебания небольшой амплитуды в тонких нервах почечного сплетения. Эти колебания можно было зарегистрировать после смазывания поверхности почки раствором ацетилхолина в концентрации 10^{-3} — 10^{-4} , либо наложением на поверхность почки бумажки, смоченной ацетилхолином той же концентрации (рис. 5). Импульсация отражает, по-видимому, активность рецепторов почечной капсулы.

Обсуждение результатов

Из представленных фактов следует, что медленные колебания потенциалов афферентных импульсов амплитудой отдельных колебаний до 30 мкВ и длительностью до 20 мсек. выявляются в нервах почки при воздействиях на различные ее структурные элементы — на сосудистое русло почки, почечную лоханку или на поверхность почки. Применяемые раздражения рецепторов почки вызывают медленные осцилляции, как правило, одновременно с изменениями быстрых. Исключение представляют рецепторы капсулы, раздражение которых выявляет только медленные осцилляции.

Нарушение почечного кровообращения, вызванное пережатием почечной артерии или вены, связано, по-видимому, с развивающейся ишемией почки и ведет к изменению функционального состояния почечных рецепторов. При пережатии артерии медленная импульсация возникает на фоне угнетения быстрых осцилляций после их первоначального возрастания. При пережатии вены медленная импульсация возникает на фоне усиленной по сравнению с исходным уровнем быстрой импульсации. Эти различия обусловлены, вероятно, тем, что после пережатия артерии ишемия развивается при спавшихся сосудах почки, а при пережатии вены — при расширенных. Аналогичные изменения быстрой импульсации были выявлены в тазовом нерве при пережатии артерий или вен мочевого пузыря (Адамович, 1954). Можно предположить, что выявление в этих опытах медленной импульсации и ослабление быстрой обусловлено накоплением в почке углекислоты.

Медленные осцилляции выявляются наряду с быстрыми в ответ на воздействия биологически активными веществами, электролитами, анионы которых являются наиболее активными в липофильном ряду Гоффмейстера (сульфат, фосфат, карбонат натрия), а также значительными по силе осмотическими агентами. Все эти сильнодействующие агенты, являясь интенсивными раздражителями, возбуждают, по-видимому, значительные рецепторные зоны почек. Медленные осцилляции могут не находиться в прямой зависимости от циркуляторных изменений в почке. Это доказывают, в частности, опыты с введением в общее кровяное русло адреналина, который, сужая почечные сосуды, ослабляет быстрые осцилляции и, наоборот, усиливает медленные.

Медленные колебания потенциалов афферентных импульсов в нервах почки свидетельствуют о небольшой скорости проведения возбуждения, характеризующей тонкие нервные волокна (Erlanger and Gasser, 1937). Данные гистологии о наличии в почечной лоханке, капсуле и паренхиме

тонких миелиновых, а также безмиелиновых волокон, подтверждают возможность этого положения (Смирнов, 1901; Renner, 1913; Müller, 1925; Lehman, 1926, и др.).

Относительно медленное развитие и проведение процессов возбуждения в отдельных волокнах способствуют проявлению суммации потенциалов, отводимых с целого нервного ствола, поэтому медленные волнообразные колебания следует, по-видимому, рассматривать как составные возникающие вследствие суперпозиции отдельных колебаний.

Нами было отмечено, что: медленные колебания потенциалов вызываются большими количествами ацетилхолина или гистамина, чем те которые вызывают возрастание быстрых осцилляций; повторные введения изотонических растворов сульфата, фосфата, карбоната натрия ослабляют быстрые осцилляции, но способствуют усилению медленных; угнетение быстрой импульсации при нарушении почечного кровообращения, при введении сильных гипертонических растворов или дистиллированной воды в почечные сосуды, а также при введении значительного количества физиологического раствора в почечную лоханку не препятствует и даже способствует выявлению медленной импульсации; возникающая в опытах с химическими или механическими воздействиями на почку медленная импульсация затухает раньше, чем быстрая. Можно, таким образом, говорить о сравнительно высоких порогах для раздражения почечных рецепторов, обладающих тонкими нервными волокнами. Это представление согласуется с данными Игго (Iggo, 1957) относительно более высокого порога раздражения тонких медленно проводящих волокон, чем для быстро проводящих (электрическое раздражение волокон блуждающего нерва).

Сравнительно быстрое затухание медленной импульсации можно связать либо с относительно быстрой адаптацией рецепторно-нервных элементов, обладающих высоким порогом раздражения и медленной скоростью проведения (Paintal, 1954), либо с быстрым прекращением раздражения маловозбудимых рецепторов при ослаблении действия применяемого агента.

Выявление медленной импульсации не обуславливается снижением функционального состояния высоколабильных рецепторно-нервных аппаратов почки, активность которых выражается быстрыми осцилляциями. Об этом свидетельствует то, что медленные осцилляции могут выявляться как одновременно с интенсивной быстрой импульсацией, так и без предварительного возрастания быстрых осцилляций (при раздражении капсулы), а также то, что медленные осцилляции регистрируются иногда в исходных условиях эксперимента без каких-либо специальных воздействий. Медленная импульсация отражает, следовательно, в данных случаях активность маловозбудимых и медленно проводящих возбужденные афферентных нервных систем, обладающих, возможно, относительно простыми по форме рецепторами. Такие окончания, как известно, имеются в фиброзной капсуле, лоханке и паренхиме почек (Смирнов, 1901; Stöhr, 1924; Haebler, 1925; Fischer, 1930).

Выводы

1. Медленные колебания потенциалов афферентных импульсов амплитудой 10—30 мкВ и длительностью до 20 мсек. выявляются в нервах почки наряду с быстрыми колебаниями потенциалов амплитудой 20—40 мкВ и длительностью 1—2 мсек. при воздействиях на лоханку или

сосудистое русло почки механическими, биологически активными, химическими или осмотическими раздражителями. Воздействия на поверхность почки выявляют медленную импульсацию.

2. Сопоставление медленной импульсации с быстрой свидетельствует в ряде случаев о более высоких порогах для указанных выше раздражений почки, необходимых для выявления медленной импульсации. Медленная импульсация затухает раньше, чем быстрая. Повторные раздражения могут способствовать усилению медленной импульсации и угнетению быстрой. Угнетение быстрой импульсации интенсивными раздражителями не препятствует выявлению медленной импульсации.

3. Интенсивность медленной импульсации может не находиться в прямой зависимости от величины почечного кровенаполнения.

4. Медленная импульсация по сравнению с быстрой связана, по-видимому, с активностью менее возбудимых рецепторов почек.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамович Н. А., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954.
 Делов В. Е., О. Н. Замятина и П. А. Киселев, Научн. совещ. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. рев., [Тез. докл.] Тарту, 1957.
 Замятина О. Н., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954.
 Замятина О. Н., Физиол. журн. СССР, т. XLIII, № 5, 1957.
 (Смирнов А. Е.) A. E. Smirnow, Anat. Anz., Bd. XIX, № 14, 1901.
 Erlanger I. and H. Gasser. Electrical signs of nervous activity. Philadelphia, 1937.
 Fischer K., Deutsche Ztschr. f. Chirurgie, Bd. 222, H. 3—5, 1930.
 Gernandt B. and J. Zotterman, Acta Physiol. Scand., v. 12, fasc. 1, 1946.
 Hzebler H., Ztschr. f. Urologie, Bd. 19, 1925.
 Iggo A., Quart. Journ. Exper. Physiol., v. 42, № 1, 1957.
 Lehman E., Ztschr. f. Urologie, Bd. 20, 1926.
 Müller L. R., Verhandl. d. deutsch. Gesellsch. f. inn. Med., 37. Kongr., gehalt. zu Wiesbaden vom 20—23. Apr. 1925, München, 1925.
 Paintal A. S., Journ. Physiol., v. 126, № 2, 1954.
 Renner O., Deutsche Archiv f. klin. Med., Bd. 100, 1913.
 Stöhr Ph., Ztschr. f. Anat., Bd. 71, H. 1—3, 1924.
 Tower S., Journ. Physiol., v. 78, № 3, 1933.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОСНОВНОГО ОБМЕНА
И СПЕЦИФИЧЕСКОГО ДИНАМИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ КОРМА
У КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА**

А. А. СКВОРЦОВА и И. И. ХРЕНОВ

(Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных — заведующий
И. А. Барышников, и Научно-опытная станция — директор И. Ф. Шульженко)

Основной обмен до сих пор неправильно рассматривается как некий исходный для данной ткани или данного животного или даже данного вида животных наиболее низкий уровень обмена, способный поддерживать жизнь животного.

Специфическое динамическое действие пищи также неправильно рассматривают только как результат работы организма по приему, переработке и усвоению пищи.

В настоящее время накопилось много экспериментальных данных и наблюдений из практики, которые расширяют наши представления о физиологических механизмах этих явлений и позволяют рассматривать их с несколько иной точки зрения.

Работами школы К. М. Быкова показана сложнорефлекторная природа специфического динамического действия пищи (СДДпищи) и возможность условнорефлекторной регуляции основного обмена (ОО). Это полностью подтвердилось и в наших опытах на сельскохозяйственных животных. Складывается убеждение, что ОО и СДД пищи являются яркими конкретными примерами павловского принципа «уравновешивания» организма со средой. Эти явления отражают две стороны процесса, обеспечивающего сохранение энергетического баланса организма при постоянных колебаниях количества и качества поедаемого животными корма. Было бы поэтому правильней ОО называть реакцией на голодание, а СДД пищи — реакцией на прием корма и на уровень кормления, подчеркивая этим, что мы изучаем не только действие пищи, так как это только одна сторона дела, но главным образом реакцию организма на прием пищи или голодание.

Лаборатория, возглавляемая И. А. Барышниковым, в течение ряда лет занимается изучением ОО и СДД пищи у телят и взрослых коров в общем плане разработки теории лактации и кормления сельскохозяйственных животных.

В данной статье приводятся краткие итоги этих исследований. Изучалась комплексность реакций на прием корма, уровень кормления и голодание, их физиологические механизмы и особенности этих механизмов у крупного рогатого скота, влияние возраста и типа нервной системы, индивидуальная изменчивость.

В опытах на коровах, а еще ранее на собаках удалось установить, что реакции на голодание и на прием пищи имеют комплексный характер. Помимо изменений секреции и моторики пищеварительного тракта, перестраиваются обмен веществ и энергии, кровообращение, легочное дыхание, пищеварение, выделение, лактация (у лактирующих животных) и внешнее поведение животных.

Здесь еще много неясного, но и то, что уже известно, позволяет представить, что процесс приспособления к голоданию сводится в основном к сохранению энергетического баланса организма на самом низком уровне обмена. Это достигается глубоким торможением теплопродукции при соответствующем сокращении теплоотдачи. Последнее осуществляется благодаря использованию целого ряда терморегуляторных механизмов и, в частности, благодаря торможению кровообращения и легочного дыхания (рис. 1).

Схема реакций на кормление и голодание у коров

При голодании повышаются:	При обильном кормлении понижаются:
<ol style="list-style-type: none"> 1) пищевая возбудимость, 2) способность животного находить корм, 3) скорость поедания корма, 4) секреция пищеварительных соков во время еды, 5) перевариваемость корма; 	
понижается:	повышается:
<ol style="list-style-type: none"> 1) обмен энергии, 2) газообмен, 3) легочное дыхание, 4) кровообращение, 5) лактация (у лактирующих животных), 6) выделение недоокисленных продуктов обмена с мочой. 7) потери энергии с метаном, 8) двигательная активность животного. 	

Реакция на прием корма и на уровень кормления складывается из тех же компонентов, но имеет диаметрально противоположный характер всех процессов и направлена на максимальное обновление тканевых элементов тела и на устранение из организма избыточных питательных веществ.

Долгое время считалось, что у жвачных животных невозможно получить состояние ОО ввиду больших запасов корма в преджелудках. Известно, что у коров содержимое преджелудков достигает 100 кг. Пищеварение идет непрерывно, изменяя в связи с кормлением лишь свою интенсивность. Попытки некоторых исследователей (Томмэ, 1949, и др.) добиться полного опорожнения пищеварительного тракта у жвачных ни к чему не привели. Даже после многодневного полного голодания в рубце находили до 50% от обычного содержания корма.

Наши исследования показали, что несмотря на наличие в преджелудках большого количества корма, на наличие пищеварения и всасывания питательных веществ в кровь, состояние ОО все же наступает. Особенностью жвачных животных является то, что ОО наступает у них не через 6—12 часов после еды, как у собак, а через 12—24 часа. Большого внимания заслуживает то обстоятельство, что все физиологические функции, связанные с обменом (газообмен, кровообращение, дыхание), повысившись во время еды, как правило, начинают снижаться в первый же час после еды, когда пищеварение и всасывание питательных веществ

в кровь только начинает развиваться. По данным А. Д. Синещикова (1956), пищеварение начинает заметно снижаться только через сутки после кормления, т. е. при голодании, тогда как обмен энергии, кровообращение

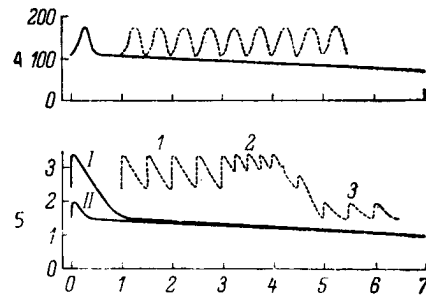


Рис. 1. Изменения потребления кислорода в связи с кормлением и последующим голоданием у собак (А) и у коров (В).

По оси абсцисс — время в сутках с момента последнего кормления; по оси ординат — потребление кислорода: А — в мл за 1 мин., В — в л за 1 мин. I — после обильного кормления, II — после скудного кормления. Пунктиром показана схема колебаний потребления кислорода при обычном режиме питания при двухразовом (1), четырехразовом (2) и при двухразовом скудном кормлении (3).

и дыхание к этому времени достигают уже своего наиболее низкого уровня, даже при самом обильном кормлении, перед началом опыта. Следовательно, у коров ОО не может быть сформулирован как обмен в полном покое и натошак, как это имеет место у животных с простыми желудками. Здесь торможение обмена, кровообращения и дыхания наступает на фоне интенсивного пищеварения и всасывания, а следовательно, вызывается другими причинами. Этой причиной может быть только отсутствие корма перед животным, рефлекторным путем вызывающее торможение обмена.

более ярким примером такого явления является сезонная спячка животных.

Существенные особенности имеет у коров и реакция на прием корма (СДД пищи) (рис. 2). Она быстрее развивается и держится более продолжительное время.

В физиологии давно известно СДД пищи второго порядка. Под этим понимают повышение уровня обмена при увеличении суточного рациона. По своему существу это явление есть реакция организма на уровень кормления, тесно связанная с реакцией на прием корма. Эта реакция у коров выражена исключительно сильно, по-видимому, вследствие гипертрофии пищеварительного тракта. Известно, что среднесуточная теплопродукция у коров по мере увеличения рациона может увеличиться в 3—4 раза по сравнению с ОО. Это объясняется тем, что реакция на прием корма у коров в зависимости от величины рациона длится от 12 до 24 часов. Поэтому каждое очередное кормление начинается на фоне неокончившейся реакции на предыдущее кормление. Величина же реакции на прием корма существенно не зависит от исходного фона обмена веществ, на который она наслаивается (рис. 1). Вследствие этого при переходе живот-

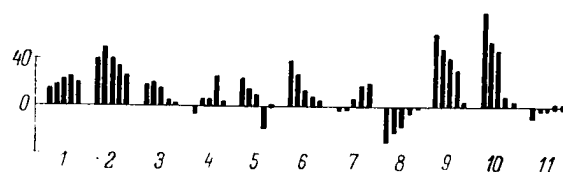


Рис. 2. Реакция на прием 2.5 кг отрубей у коровы.

По оси абсцисс: 1 — потребление кислорода, 2 — выделение углекислоты, 3 — дыхательный коэффициент, 4 — частота дыхания, 5 — глубина дыхания, 6 — вентиляция легких, 7 — кислородный индекс, 8 — артериовенозная разница кислорода, 9 — минутный объем сердца, 10 — систолический объем сердца и 11 — частота пульса; по оси ординат — величина интенсивности физиологических функций в процентах к их величине до кормления. Отдельные столбики каждой группы показывают результаты последовательных определений, проведенных через 10 мин., 1, 2, 3, и 4 часа после еды.

ного с обильного кормления на скудное или наоборот уровень обмена изменяется постепенно в течение 2—3 дней, пока организм адаптируется к новому уровню кормления.

Одинаковый по питательности рацион вызывает неодинаковую реакцию у лактирующих и нелактирующих животных. Создается впечатление, что реакцию вызывает только та часть энергии корма, которая остается за вычетом «продуктивной» энергии. С точки зрения прежних взглядов, рассматривающих СДД пищи как результат дополнительной работы организма по приему, перевариванию и усвоению корма, это явление необъяснимо, так как работа в обоих случаях одинакова.

Точно так же работой нельзя объяснить постепенное повышение обмена, кровообращения и дыхания при переводе животных с одного уровня кормления на другой (с низкого на высокий), различную величину реакций на уровень кормления и на прием корма у тощих и откормленных животных и у животных сильного и слабого типов нервной системы. Не вяжутся с прежней теорией и большие индивидуальные колебания величины этих реакций у коров.

Все эти явления возможно объяснить только принимая СДД пищи как исторически сложившуюся приспособительную реакцию организмов к пищевой среде.

Не трудно заметить, что реакции на голодание и на прием корма совершенно противоположные по своему назначению, тесно взаимосвязаны. Физиологический механизм этих явлений можно представить как постоянную смену преобладания или доминирования процессов торможения и возбуждения под влиянием потока нервных импульсов, приходящих с дистантных и контактных рецепторов, сигнализирующих об отсутствии или поступлении пищи в организм, включая и гормональные звенья этих рефлексов.

Одним из прямых доказательств рефлекторной природы исследуемых реакций является их ясно выраженная зависимость от типа нервной системы животного. В наших опытах эта зависимость выявилась в том, что у животных сильного уравновешенного типа реакции выражены сильнее, более устойчивы и быстрее проявляются, чем у животных слабого типа нервной системы. В отношении реакции на голодание (ОО) та же закономерность установлена Р. П. Ольнянской и Л. А. Исаакиан (1956) на собаках.

Не менее ярким доказательством рефлекторной природы реакции на прием корма является выработка условнорефлекторного повышения газообмена на свет, сочетанный с приемом корма при малом отставлении (5 сек.), и установление наличия натурального запаздывающего торможения обмена у коров при раздаче корма в условиях большого отставления (до 10 мин.) безусловного подкрепления.

Еще одна специфическая черта реакции на прием корма у коров выражается в быстром и более значительном увеличении дыхательного коэффициента, чем у животных с простыми желудками (см. таблицу). Это явление имеет две причины. Одна, общая, присущая всем теплокровным животным — это рефлекторная перестройка обмена в результате приема пищи на преимущественное окисление углеводов и синтез жира из углеводов. Вторая, присущая только жвачным животным, — это процессы брожения в преджелудках.

При кормлении коров отрубями брожение в рубце возникает через 5—15 мин. после начала еды и достигает своей наиболее высокой интенсивности в течение 1—2 часа. Через фистулу рубца удавалось уловить

Изменения дыхательного коэффициента в связи с приемом корма у коров											
10 кг турнепса			2 кг отрубей			3 кг отрубей			4 кг отрубей		
до еды	через 10 мин. после еды	увеличение	до еды	через 10 мин. после еды	увеличение	до еды	через 10 мин. после еды	увеличение	до еды	через 10 мин. после еды	увеличение
0.88	1.01	0.13	0.99	1.17	0.18	0.93	1.24	0.31	0.97	1.31	0.34
0.97	1.10	0.13	0.91	1.07	0.16	1.03	1.21	0.18	0.92	1.29	0.37
0.99	1.02	0.03	0.94	1.05	0.11	0.87	1.12	0.25	0.89	1.43	0.54
1.03	1.14	0.11	0.88	0.99	0.11	1.01	1.18	0.17	0.95	1.33	0.38
0.90	0.97	0.07	0.89	1.10	0.21	0.83	1.24	0.41	0.93	1.36	0.43
—	—	—	0.76	0.90	0.14	0.92	1.19	0.27	0.87	1.18	0.34
—	—	—	0.92	1.08	0.16	0.80	1.07	0.27	0.87	1.36	0.49
—	—	—	1.00	1.14	0.14	0.93	1.15	0.22	0.97	1.30	0.33
—	—	—	0.90	1.12	0.22	0.87	1.11	0.24	0.86	1.19	0.38
—	—	—	1.00	1.24	0.24	0.89	1.07	0.18	0.89	1.35	0.46
—	—	—	0.95	1.19	0.24	0.85	1.13	0.28	0.92	1.36	0.44
—	—	—	0.95	1.17	0.22	0.90	1.05	0.15	0.92	1.39	0.47
—	—	—	0.85	1.18	0.33	0.89	1.12	0.23	0.92	1.26	0.34
—	—	—	0.95	1.08	0.13	0.84	0.97	0.13	—	—	—
—	—	—	0.86	1.07	0.21	0.71	1.06	0.35	—	—	—
—	—	—	0.93	1.09	0.16	0.83	1.08	0.25	—	—	—
—	—	—	0.89	1.07	0.18	0.81	1.07	0.26	—	—	—
—	—	—	0.87	1.14	0.27	—	—	—	—	—	—
—	—	—	0.90	1.09	0.19	—	—	—	—	—	—
Среднее 0.95	1.04	0.09	0.92	1.10	0.19	0.88	1.12	0.24	0.91	1.32	0.40

в час до 80—100 л газа, в котором содержится около 70% углекислого газа и около 30% метана и других газов. При закрытой фистуле почти вся эта углекислота всасывается в кровь и выводится из организма главным образом через легкие, при этом резко повышается дыхательный коэффициент. Всасываясь в кровь, углекислота, по-видимому, сильно раздражает дыхательный и сердечно-сосудистый центры. Об этом свидетельствует резкое повышение вентиляции легких и минутного объема сердца в результате приема корма.

Исключительный интерес с точки зрения генеза реакций на кормление и голодание представляют опыты на телятах (рис. 3). У новорожденных телят реакция на прием корма совершенно отсутствует или выражена очень слабо. Эта реакция вырабатывается у телят в течение первых дней жизни. Быстрота выработки реакции имеет заметные индивидуальные колебания. Величина реакции по мере роста и развития телят постепенно нарастает. Аналогичные результаты получены Н. А. Архангельской (1953) при исследовании новорожденных детей.

Отсутствие выраженной реакции на прием корма и высокий уровень обмена при голодании у новорожденных телят свидетельствует об отсутствии у них и второй реакции, реакции на голодание.

Опыты на телятах, рассматриваемые в общем плане с результатами изучения реакций на кормление и голодание у коров, заставили сделать предположение, что высокая интенсивность вегетативных функций у новорожденных телят и ее постепенное снижение в первые недели и месяцы постнатальной жизни, не находившие до сих пор удовлетворительного объяснения, являются отражением постепенного формирования нервной регуляции вегетативных функций в онтогенезе. Это предположение

подкрепляется результатами исследований В. А. Трошихина (1957), установившего явление постепенного «созревания» нервных центров для образования различных условных рефлексов у новорожденных щенков.

Таким образом, опыты на крупном рогатом скоте не только выявили особенности протекания реакций на кормление и голодание у жвачных, но и помогли глубже понять физиологические механизмы и сущность давно известных в физиологии явлений основного обмена и специфического динамического действия пищи.

Взгляд на эти явления как на приспособление животных к пищевым факторам среды не является чем-то принципиально новым, а целиком вытекает из концепции И. П. Павлова об уравнивании организма со средой. Адаптация к уровню кормления давно привлекает внимание исследователей. Е. С. Лондон писал: «Понижение основного обмена у голодающих производит впечатление, будто организм приспосабливается к голоданию путем сокращения траты энергии. . .» — и далее: «. . . организм энергично борется с голоданием путем сокращения всех происходящих в нем процессов химического превращения». (Лондон и Ловцкий, 1938, стр. 410).

Обобщая свой экспериментальный материал и многочисленные литературные данные, Н. И. Калабухов приходит к выводу, что «адаптации осуществляются именно путем регуляции притока или потери энергии, приводя тем самым к обеспечению энергетического баланса». (Калабухов, 1946, стр. 432).

Адольф (Adolf, 1956) делает вывод, что адаптация является рефлекторной реакцией организма, результатом установления функций на новом уровне активности.

Гроссман (Grossman, 1955) чувство голода и аппетита рассматривает как психические корреляты процессов, регулирующих энергетический баланс организма. Превалирование расхода энергии ведет к активации безусловных пищевых рефлексов и поведенческих реакций, обеспечивающих прием пищи. Состояние энергетического равновесия ведет к торможению безусловных и условных пищевых рефлексов. Первое состояние (голод) сопряжено с возбуждением латеральной части вентро-медиального ядра гипоталамуса (облегчение пищевых рефлексов) или торможением его медиальной части. Для второго состояния (сытость) характерны обратные отношения.

Разбирая роль отдельных факторов, влияющих на аппетит, Гроссман на основе собственных и литературных данных отвергает глюкостатическую теорию регуляции голода, предложенную Мейером, и полемизирует с Карлсоном и Кенноном, утверждавшими, что чувство голода обусловлено сокращениями пустого желудка.

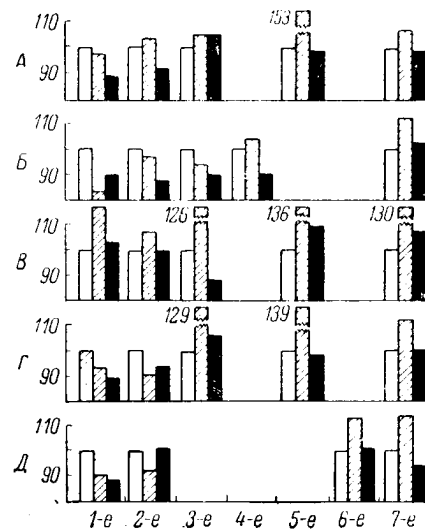


Рис. 3. Образование реакции на питье молока (молозива) у телят Осада (А), Нерпа (В), Оляха (В), Отрада (Г) и Нельма (Д).

По оси абсцисс — 1-е, 2-е, 3-е, 4-е, 5-е и 6-е поение через 1 мес. после рождения; по оси ординат — потребление кислорода в 1 мин. (за 100% принят уровень потребления кислорода до поения молоком).

Таким образом, реакция на голодание (ОО), реакция на прием корма и уровень кормления (СДД пищи первого и второго порядка) у коров наряду с общими чертами, присущими всем теплокровным животным, обладают и целым рядом весьма существенных специфических особенностей, по-видимому, присущих всем жвачным животным. К этим особенностям относятся прежде всего величина и продолжительность реакции на прием корма, большое возрастание дыхательного коэффициента, вентиляции легких и минутного объема сердца. Особенно велика у коров по сравнению с таковой у собак реакция на уровень кормления.

Главной особенностью реакции на голодание у коров является то, что, несмотря на наличие в преджелудочках большого количества корма, а следовательно, при довольно интенсивном пищеварении и всасывании питательных веществ в кровь, состояние основного обмена у них все же наступает.

Ряд других закономерностей, обнаруженных в опытах на крупном рогатом скоте в реакциях на прием корма и голодание (возрастные их изменения, зависимость от типа нервной системы и пр.), пока нельзя отнести к особенностям крупного рогатого скота по той простой причине, что они еще недостаточно изучены у других животных.

Исследования на крупном рогатом скоте вместе с ранее проведенными исследованиями на лабораторных животных (собаки) и на людях в полном соответствии с многочисленными литературными данными убеждают нас в том, что явление основного обмена и специфического динамического действия пищи первого и второго порядка следует рассматривать и изучать как исторически сложившиеся в филогенезе и формирующиеся в онтогенезе сложнорефлекторные приспособительные реакции. Биологическое значение этих реакций заключается в сохранении энергетического баланса при различных уровнях питания, т. е. в конечном счете в более длительном выживании при голодовках и в сохранении жизне-способности при избыточном питании.

ЛИТЕРАТУРА

- Архангельская Н. А., Шестнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., М.—Л., 1953.
 Калабухов Н. И., Журн. общ. биол., т. VII, № 6, 1946.
 Лондон Е. С. и Я. А. Ловицкий. Обмен веществ в организме животных и человека. Медгиз, М.—Л., 1938.
 Ольянская Р. П. и Л. А. Исаакян, Журн. высш. нервн. деят., т. VI, в. 3, 1956.
 Синещев А. Д. Физиология питания и режим дня сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, М., 1956.
 Томмэ М. Ф. Обмен веществ и энергии у сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, М., 1949.
 Трошихин В. А. Развитие условнорефлекторной деятельности в раннем постнатальном периоде у собаки. Л., 1957, Дисс. (Инст. физиол. АН СССР).
 Adolff E. F., Amer. Journ. Physiol., v. 184, № 1, 1956.
 Grossman M. J., Ann. N. Y. Acad. Sci., v. 63, № 1, 1955.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ВЛИЯНИЕ ИОНИЗИРОВАННОГО ВОЗДУХА
НА АРТЕРИАЛЬНОЕ ДАВЛЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ
С ПЕРЕКРЕСТНЫМ КРОВООБРАЩЕНИЕМ ПРИ ВАГОТОМИИ
ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПУТЕЙ**

А. М. СКОРОБОГАТОВА

(Лаборатория общей нервно-мышечной физиологии. Заведующий — Л. Л. Васильев)

В настоящее время как в СССР, так и в зарубежных странах широко разрабатывается новая отрасль биофизики и физической терапии, предсказанная нашим русским ученым А. П. Соколовым еще в 1904 г. — это изучение влияния воздействия атмосферных ионов на организм животного и человека. Образование атмосферных ионов происходит под влиянием внешних ионизирующих сил, из которых главную роль в природных условиях играют излучения радиоактивных веществ, содержащихся в почве, в подземных источниках и в самой атмосфере, а также за счет жестких ультрафиолетовых излучений солнца и космических лучей.

Наиболее важной и ценной особенностью ионизированного воздуха является то, что этот воздух при определенной концентрации аэроионов является лечебным.

Так, если при искусственном получении в 1 см³ воздуха содержится от 10 тысяч до 10 миллионов аэроионов и притом аэроионов отрицательного знака, то ингаляция такого воздуха весьма эффективна при лечении ряда заболеваний дыхательных путей (бронхиальная астма, озена), сердечно-сосудистой системы (начальные стадии гипертонии), поверхностных ран и ожогов. Имеются указания на благоприятное действие аэроионов отрицательной полярности при аллергических заболеваниях и легочном туберкулезе. С каждым годом все больше и больше накапливается фактов физиологического действия аэроионов, а метод аэроионотерапии завоевывает себе прочное место в медицинской практике наряду с другими физиотерапевтическими средствами.

Практические успехи аэроионотерапии настоятельно требуют экспериментального разрешения вопроса о физиологических механизмах воздействия униполярной ионизации на здоровый и больной организм. Многолетние исследования Л. Л. Васильева и его сотрудников, а также ряда других отечественных и зарубежных физиологов дали возможность приблизиться к разрешению этого вопроса. Еще в 1934 г. Л. Л. Васильев и А. Л. Чижевский высказали гипотезу «органического электрообмена». Согласно этой гипотезе, аэроионы оказывают влияние на организм двояким образом: во-первых, электрогуморальным путем, т. е. непосредственно через кровь и, во-вторых, нервно-рефлекторным путем — через центро-

стремительные первые волокна, берущие начало в альвеолах. Эта гипотеза в настоящее время значительно дополняется новыми экспериментальными исследованиями.

Целью данной работы являлось выяснение роли гуморального механизма воздействия аэроионов на организм. Наиболее прямой ответ на этот вопрос можно получить, поставив опыты с применением перекрестного кровообращения у кроликов или у других животных.

Для этого одного животного — донора надо подвергнуть действию аэроионов того или иного знака, а другого — реципиента полностью изолировать от их прямого воздействия, причем и у одного и у другого следует проследить изменения одних и тех же показателей функционального состояния организма.

Если влияние аэроионов на организм действительно осуществляется через кровь, то можно ожидать, что у реципиента будут наблюдаться изменения показателей функционального состояния в том же направлении, что и у донора, подвергаемого непосредственному действию аэроионов.

Методика

Работа производилась в условиях острых опытов на кроликах и кошках.

Показателями изменений функционального состояния организма подопытных животных служили сдвиги артериального давления и субординационной реобазы и хронаксии икроножной мышцы задней конечности. Запись артериального давления производилась ртутным манометром в течение всего опыта. Реобаза и хронаксия определялись обычным конденсаторным хронаксиметром через каждые 5 мин. Источником легких аэроионов служил радиевый аэроионизатор с внешним электрическим полем системы А. Б. Вериги, генерировавший на расстоянии 15 см от радиевого диска 1.6×10^6 аэроионов в 1 мл воздуха.

Работа состояла из двух серий опытов. Опыты первой серии ставились следующим образом.

У кошек под амиталовым наркозом (2%-й амиталнатрий из расчета 90 мг на 1 кг веса животного) или у кроликов без наркоза мы производили операцию перекрестного кровообращения. Противосвертывающим веществом служил гепарин, который вводился кроликам в ушную вену, а кошкам в *v. femoralis*.

Запись артериального давления и у донора, и у реципиента производилась с *a. femoralis*. Аэроионизатор включался через 30—35 мин. после операции, когда устанавливался постоянный фон кровяного давления и хронаксии. Во всех опытах применялась только отрицательная аэроионизация.

Прежде чем приступить к выяснению основного вопроса, необходимо было установить, какие сдвиги артериального давления, реобазы и хронаксии наступают у животных при вдыхании ими аэроионов отрицательного знака заряда.

Для этого было поставлено 8 опытов (5 опытов с кошками и 3 опыта с кроликами). В результате опытов было установлено, что ингаляция отрицательных аэроионов в течение 30 мин. почти во всех случаях, вызывает двухфазное изменение артериального давления. Реобаза, как правило, изменялась незначительно, хронаксия укорачивалась.

После того, как было установлено, что действие отрицательной аэроионизации вызывает регулярные сдвиги функциональных показателей, проводились контрольные опыты для выяснения, не оказывает ли влияния на изменение артериального давления, реобазы и хронаксии операция перекрестного кровообращения. Для выяснения этого вопроса было поставлено 5 опытов (4 опыта с кошками и 1 опыт с кроликами). Опыт длился от 1 час. 30 мин. до 2 часов. Как показали эти опыты, артериальное давление на протяжении 2 часов остается почти на одном и том же уровне. Реобаза и хронаксия в первые 15—20 мин. после операции колебались без выявления какой-либо закономерности, затем устанавливались на постоянном уровне и на протяжении всего опыта не изменялись.

Основные опыты по выяснению влияния отрицательной аэроионизации на изменение артериального давления, реобазы и хронаксии в условиях перекрестного кровообращения были поставлены на 30 кошках (15 опытов) и 16 кроликах (8 опытов). Воздействие аэроионов подвергался только один партнер (донор), другой партнер (реципиент) был изолирован от непосредственного воздействия аэроионов надеванием на морду заземленной металлической маски.

Результаты опытов

В результате опытов было установлено, что в 85% случаев ингаляция отрицательных аэроионов вызвала заметные сдвиги артериального давления как у донора, так и у реципиентов. Реобазы изменялись в 35% опытов, хронаксия — во всех опытах.

Рассмотрим опыт, представленный на рис. 1. Исходное артериальное давление как у донора, так и у реципиента было 120 мм рт. ст. Уже через 10 мин. после начала сеанса аэроионизации у кошки-донора давление увеличилось на 15 мм рт. ст. Однако это повышение было кратковремен-

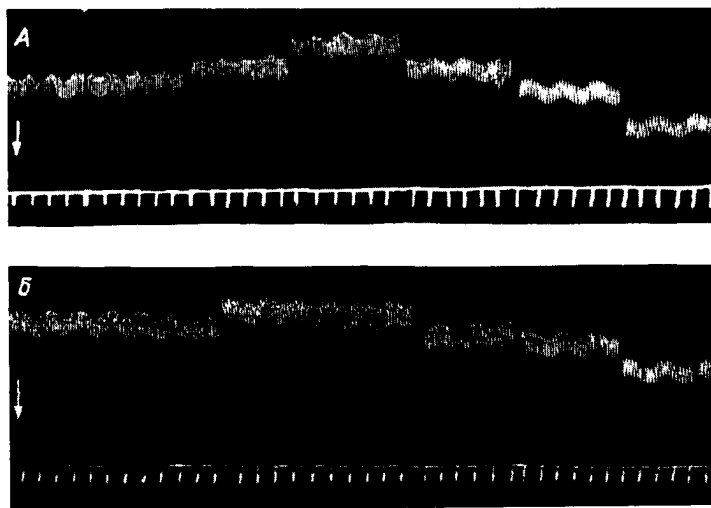


Рис. 1. Изменение артериального давления при действии аэроионов у кошки-донора (А) и кошки-реципиента (В).

Отметка времени 1 сек. Стрелка показывает момент введения.

ным и держалось всего 5—7 мин. После такого кратковременного повышения давление начало постепенно падать и к концу сеанса достигло уровня 106 мм рт. ст.

У кошки-реципиента изменение артериального давления наступало только на 20-й минуте сеанса, причем так же, как и у донора, была отмечена двуфазность его изменения. Так, на 20-й минуте сеанса кровяное давление повысилось на 5 мм рт. ст., но это повышение наблюдалось только в течение 2—3 мин., т. е. оно было еще более кратковременным, чем у донора. После указанного повышения наступало падение артериального давления, и к концу сеанса оно достигало уровня 110 мм рт. ст.

Такая картина двуфазного изменения артериального давления в течение сеанса отрицательной аэроионизации наблюдалась в 75% опытов. В некоторых опытах двуфазность изменения артериального давления наблюдалась только у реципиента, у донора первая фаза (кратковременное повышение давления) отсутствовала.

Вторым показателем функционального состояния животных служило определение субординационной реобазы и хронаксии икроножной мышцы.

Реобазы и хронаксия определялись одновременно с записью артериального давления только у кроликов. У кошек реобазы и хронаксия не определялись.

Экспериментальные наблюдения показали, что отрицательные аэроионы отчетливо изменяют возбудимость первомышечного аппарата как у донора, так и у реципиента. У кролика-реципиента наблюдается характерная особенность в сдвигах хронаксии, а именно на 10—15-й минуте сеанса аэроионизации происходит не укорочение хронаксии, как у донора, а, наоборот, удлинение ее. Таким образом, у реципиента проявляется двуфазность в сдвигах субординационной хронаксии.

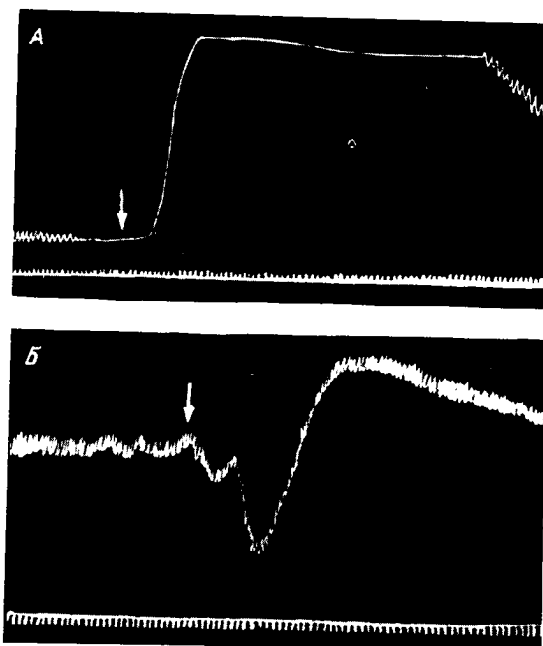


Рис. 2. Изменение артериального давления при введении адреналина у кошки-донора (А) и кошки-реципиента (Б).

Обозначения те же, что на рис. 1.

Изменения артериального давления и хронаксии у обоих животных, наступившие в результате вдыхания ионизированного воздуха, имели закономерный характер, однако их абсолютные величины были невелики. Это вполне понятно, так как вызвать функциональные сдвиги в здоровом организме применяемыми дозами аэроионов не так легко. Известно, что эффективность действия аэроионов на организм проявляется в большей степени при условии нарушения его физиологической нормы. В связи с этим и для большей убедительности наших выводов было проведено еще 14 опытов, из них 5 контроль-

ных и 9 с искусственным нарушением уровня артериального давления.

Фактором, вызывающим повышение артериального давления, служил адреналин, который вводился животному из расчета 0.025 мл на 1 кг веса. Животным производилась операция перекрестного кровообращения и через 20—30 мин. после операции животному-донору внутримышечно вводился адреналин. Введение адреналина мгновенно вызывало изменение уровня артериального давления у обоих животных.

На рис. 2 представлена наиболее типичная кривая изменения артериального давления. У донора (рис. 2, А) исходная величина артериального давления, как правило, соответствовала 110—120 мм рт. ст. Инъекция адреналина вызывала увеличение давления на 60—75 мм рт. ст. Артериальное давление у животного-реципиента при этом также резко изменялось, и эти изменения во всех опытах имели двуфазный характер (рис. 2, Б).

Первая фаза выражалась в уменьшении давления на 15—20 мм рт. ст. с последующим его увеличением (во вторую фазу) на 30—50 мм рт. ст.

Рассмотрим теперь, как изменялся уровень артериального давления у обоих животных при введении той же дозы адреналина на фоне действия аэроионов отрицательного знака.

Условия проведения опытов были те же, адреналин вводился животному-донору в конце сеанса аэроионизации. В этих опытах введение адреналина вызывало у донора повышение артериального давления всего лишь на 15—20 мм рт. ст., т. е. на 40—50 мм меньше, чем в опытах без

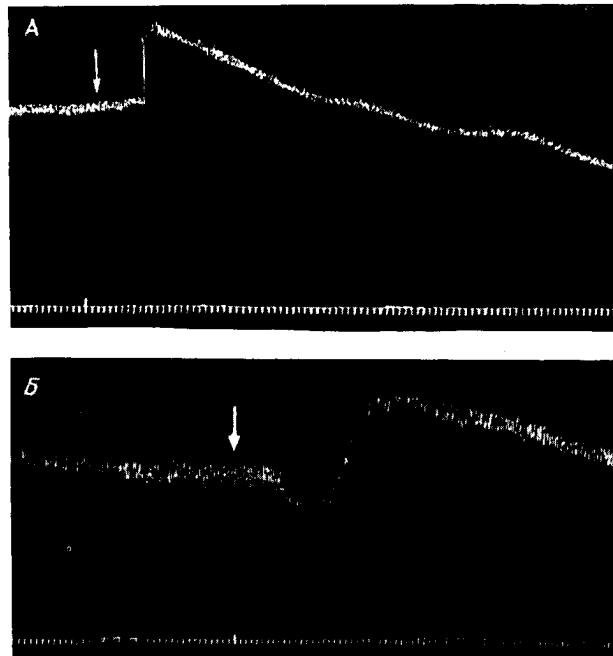


Рис. 3. Изменение артериального давления при введении адреналина на фоне действия аэроионов у кошки-донора (А) и кошки-реципиента (В).

Обозначения те же, что на рис. 1.

аэроионизации (рис. 3, А). У реципиента во время сеанса аэроионизации действие адреналина вызывало также менее заметные сдвиги. Так, уменьшение давления происходило только на 5—8 мм рт. ст. с последующим его повышением на 10—15 мм рт. ст. (рис. 3, В). Таким образом, при нарушении физиологической нормы артериального давления у животных в опытах с перекрестным кровообращением весьма четко проявляется нормализующее действие аэроионов, как у донора, который непосредственно дышал ионизированным воздухом, так и у реципиента, т. е. у животного, которое было изолировано от непосредственного воздействия аэроионов и имело связь с животным-донором только через кровь.

Функциональные сдвиги, наблюдаемые у животного-донора при вдыхании ионизированного воздуха, наступают, вероятно, в первую очередь в результате раздражения или по крайней мере повышения возбудимости чувствительных окончаний центrostремительных волокон, проходящих в легочных ветвях блуждающих нервов. Возникающие при этом им-

пульсы направляются к нервным центрам, изменяя их функциональное состояние, а через них в порядке субординации оказывают влияние и на различные органы и системы организма, в частности на работу сердечно-сосудистой системы. Однако этим, чисто рефлекторным, механизмом нельзя объяснить те функциональные изменения, которые наступают у животного-реципиента. Несомненно, аэроионы воздействуют на организм гуморальным, а возможно, и электрогуморальным путем.

Известно, что физиологическое действие аэроионов весьма многостороннее. Оно сказывается на ряде функций отдельных органов и систем органов человека и животного. При вдыхании аэроионов происходят также изменения ряда биохимических и физико-химических реакций (Васильев и Гольденберг, 1934; Ланда-Глаз, 1934; Иванов, 1939; Каменев, 1939; Булатов, 1951; Nielsen a. Harper, 1954; Worden, 1954, Kornbluh a. Griffin, 1955; Hicks, 1956).

В течение сеанса аэроионизации образующиеся продукты этих реакций через кровь от животного-донора поступают к реципиенту, вызывая у него функциональные сдвиги. Таким образом, наблюдаемые в наших опытах изменения артериального давления и хронаксии у животного-реципиента могли быть вызваны не рефлекторным путем, а через кровь, т. е. гуморальным или гуморально-рефлекторным путем. Естественно, как и следовало ожидать, аэроионы действуют на организм, подобно всем до сих пор изученным физическим факторам, перво-гуморальным или гуморально-нервным путем.

На это указывал также в своей монографии Л. Л. Васильев (Васильев, 1953).

Анализируя наши опыты, можно сказать, что первичным «пусковым» звеном в механизме воздействия аэроионов будет рефлекторное звено. Вторичным является гуморальное звено, т. е. кровь с имеющимися в ней различными продуктами биохимических и физико-химических превращений.

Можно думать, что в условиях целостности нервных путей изменения (усиление или ослабление) этих биохимических и физико-химических реакций в организме наступают под влиянием нервных импульсов, идущих из центральной нервной системы в порядке субординации к соответствующим органам и тканям.

Возникает вопрос, а могут ли аэроионы оказывать воздействие на функциональное состояние организма при выключении нервов, идущих с дыхательных путей? Известно, что импульсы, возникающие в рецепторах легких, передаются в центральную нервную систему в основном по волокнам блуждающего нерва. Исходя из этого, мы и поставили целью второй части работы выяснить, как влияет ионизированный воздух на функциональное состояние организма при двусторонней перерезке легочных ветвей блуждающих нервов. Работа проводилась на кошках в условиях опытов с перекрестным кровообращением. Через 10—15 мин. после операции перекрестного кровообращения производилась перерезка правой ветви блуждающего нерва у донора и у реципиента. Ваготомия вызывала у обоих животных сначала незакономерные колебания артериального давления. Через 20—30 мин. давление устанавливалось на постоянном, незначительно повышенном уровне. После этого производилась перерезка левых ветвей блуждающего нерва у обоих животных.

Двусторонняя ваготомия вызывала значительные сдвиги артериального давления в сторону его повышения на 20—25 мм рт. ст. у обоих животных. В контрольных опытах артериальное давление держалось

на этом повышенном уровне в течение 2—3 часов без особых изменений. Всего было проведено 7 контрольных опытов.

Опытов с вдыханием ионизированного воздуха было проведено 15.

Какие же изменения артериального давления наблюдались у ваготомированных животных в течение сеанса аэроионизации? Как видно из рис. 4, у животного-донора изменения артериального давления наступили только на 60—65-й минуте сеанса аэроионизации. В 65% опытов эти изменения носили явно выраженный двухфазный характер; сначала незначительное повышение, а затем постепенное снижение. Особенно за-

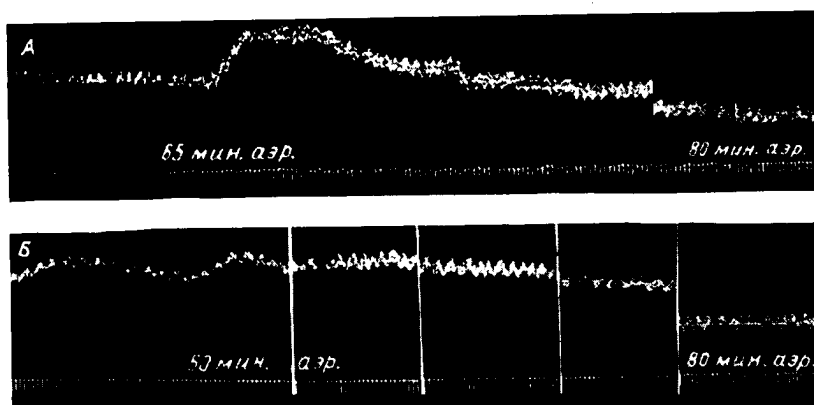


Рис. 4. Изменение артериального давления при вдыхании аэроионов после двусторонней ваготомии дыхательных путей у кошки-донора (А) и кошки-реципиента (Б).

Обозначения те же, что на рис. 1.

метное уменьшение артериального давления отмечалось через 80—85 мин. от начала сеанса аэроионизации. У животного-реципиента характер изменений артериального давления в течение сеанса аэроионизации был тот же, что и у донора, однако эти сдвиги были менее выражены. Так, кратковременное повышение артериального давления у реципиента было весьма незначительное, а в 50% опытов совсем отсутствовало.

На основании этой серии опытов можно сказать, что аэроионы оказывают воздействие на функциональное состояние организма и после выключения основного рефлекторного пути, идущего с легких, т. е. после ваготомии. Факт физиологического воздействия аэроионов в этом случае можно объяснить, вероятно, в основном тем, что при вдыхании аэроионы оказывают прямое воздействие на кровь, изменяя в первую очередь ее физико-химические свойства. Далее, измененная в своих электрических свойствах кровь приходит в интимное соприкосновение с омываемыми ею тканями и органами, оказывая на них вторичное воздействие, в результате чего происходят функциональные сдвиги в организме.

Правомомерность нашего рассуждения о непосредственном воздействии аэроионов на кровь может быть окончательно решена в условиях опытов на животных с полной денервацией всех рефлекторных ветвей, идущих как от верхних дыхательных путей, так и с легочного аппарата. Однако уже а priori можно сказать, что те окончания центроостремительных нервных волокон, которые заложены в стенках верхних дыхательных путей, вряд ли будут реагировать на действие ионизированного воздуха.

Симпатические волокна легочного аппарата, по мнению ряда авторов играют в основном адаптационно-трофическую роль и поэтому в легочном рефлекторном механизме воздействия аэроионов могут принимать лишь весьма незначительное участие.

Выводы

1. В условиях опытов с перекрестным кровообращением при вдыхании ионизированного воздуха только животным-донором функциональные сдвиги наступают как у донора, так и у реципиента.
2. Аэроионы оказывают воздействие на функциональное состояние организма в условиях опытов с перекрестным кровообращением и после ваготомии дыхательных путей.
3. Действие аэроионов на организм происходит не только нервно-гуморальным путем; вероятно, аэроионы оказывают прямое воздействие на кровь, изменяя в первую очередь ее физико-химические свойства, т. е. существует и электро-гуморальный путь.

ЛИТЕРАТУРА

- Булатов П. К., *Вопр. exper. биол. и медиц.*, в. 1, 1951.
- Васильев Л. Л. *Теория и практика лечения ионизированным воздухом*. Изд ЛГУ, Л., 1953.
- Васильев Л. Л. и Е. З. Гольденберг, *Проблемы ионофикации*, т. III Воронеж, 1934.
- Васильев Л. Л. и А. Л. Чижевский, *Проблемы ионофикации*, т. III Воронеж, 1934.
- Иванов Г. Г., *Тр. Инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева*, т. VIII, 1939.
- Каменев И. Е., *Тр. Инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева*, т. VIII, 1939.
- Ланда-Глаз Р. И., *Проблемы ионофикации*, т. III, Воронеж, 1934.
- Соколов А. П., *Зап. Русск. бальнеологического общ. в Пятигорске*, т. VI, № 6 1904.
- Hicks W. W., *Journ. Franklin Inst.*, v. 261, № 2, 1956.
- Kornblum I. H. and J. E. E. Griffin, *Amer. Journ. Physical Med.*, v. 34, № 6, 1955.
- Nielsen C. B. and H. A. Harper, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, v. 86, № 4, 1954.
- Worden J. L., *Feder Proceed.*, v. 13, № 1, part I (№ 557), 1954.

В О П Р О С Ы
ФАРМАКОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ВЛИЯНИЕ ДИЭТИЛАМИНОМЕТИЛ-КОФЕИНА
НА УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СОБАК**

Т. М. КУЧЕРЕНКО

(Лаборатория фармакологии центральной нервной системы. Заведующий —
Г. И. Цобкалло)

Из веществ, возбуждающих центральную нервную систему, по частоте и распространенности применения кофеин занимает первое место. Большое количество научных исследований по изучению влияния его на условнорефлекторную деятельность вышло из лабораторий И. П. Павлова и его школы.

Изыскания новых препаратов группы кофеина в настоящее время привели к синтезу в Лаборатории гетероциклических соединений ВНИХФИ (Головинская и Чаман, 1952) нового препарата 8-диэтиламинметил-кофеина.

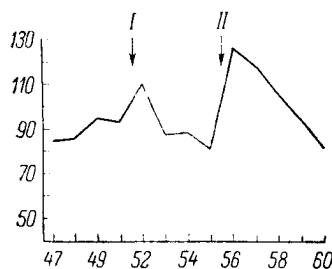
Задачей нашей работы было изучение влияния 8-диэтиламинметил-кофеина (дэамк) на условнорефлекторную деятельность. Опыты проводились по методике условных пищевых слюнных рефлексов на 5 собаках. У 3 собак тип нервной системы предварительно был определен. Собака Азот была представителем сильной вариации слабого типа, Гибра — промежуточного типа (раздражительный процесс средней силы) и Ашка — сильного, уравновешенного типа. У двух собак — Марсика и Опала специального определения типа нервной системы не проводилось. У всех собак были выработаны условные рефлексы на пять положительных раздражителей и один тормозной, которые применялись в стереотипном порядке.

Опыты с введением вещества ставились не чаще, чем раз в неделю. Вещество вводилось под кожу в водном растворе за 35—40 мин. до опыта. Дэамк исследовался в дозах 1, 5, 10, 25 и 50 мг/кг. Для сравнительной характеристики его и кофеина одновременно было исследовано влияние на условнорефлекторную деятельность кофеин-бензоата натрия. Так как содержание кофеина в дэамке составляет 65%, а в кофеин-бензоате натрия — 38%, то последний брался в 1.7 раза больших дозах, чем дэамк. Таким образом, кофеин-бензоат натрия исследовался в дозах 1.7, 8.5, 17, 42.5, 85 мг/кг.

Действие обоих веществ на условнорефлекторную деятельность сравнивалось как по изменению величин условных рефлексов на отдельные раздражители, так и по изменению суммы условных рефлексов за опыт. В последнем случае сумма условных рефлексов накануне опыта принималась за 100, а величина ее в день введения вещества выражалась в процентах по отношению к опыту накануне.

Опыты с диэтиламинотетил-кофеином (дэамк)

Дэамк в дозе 1 мг/кг у собаки Азот не изменил величины условных рефлексов, а в дозе 2 мг/кг вызывал повышение суммы условных рефлексов на 16 и 33%. У собаки Ашка при дозе 1 мг/кг отмечалось повышение величины условных рефлексов на 7 и 10%, а у собак Марсик, Гибра и Опал оно достигало 18.4, 20.1 и 30%. Повышение рефлексов при этой дозе наступало на все раздражители и держалось только в день введения.



Изменение условного слюноотделения у собаки Опал.

I — под влиянием кофеин-бензоата натрия (17 мг/кг); II — под влиянием диэтиламинотетил-кофеина (10 мг/кг). По оси абсцисс — номера опытов; по оси ординат — сумма положительных условных рефлексов (в дел. шк.).

От 5 мг/кг у всех собак имелось четкое увеличение условных рефлексов на все положительные условные раздражители, но относительно больше на слабые. Величина повышения составляла 25—80%. Последующие 2—3 дня после введения вещества величина рефлексов оставалась увеличенной. Для иллюстрации приводятся опыты на собаке Гибра (табл. 1).

Изменения дифференцировки после 1 и 5 мг/кг дэамка не носили постоянного характера.

После введения дэамка в дозе 10 мг/кг, как и при 5 мг/кг, сумма условных рефлексов возрастала в день применения вещества, а также в последующие 2—4 дня (см. рисунок). Дифференцировка в этих опытах улучшалась или за счет уменьшения слюноотделения на дифференцировочный раздражитель, или за счет повышения слюноотделения на раздражитель ассоциированной пары.

ТАБЛИЦА 1

Изменение условных рефлексов у собаки Гибра при дозе дэамка 5 мг/кг

Условные раздражители	Величина слюноотделения (в дел. шк.)						
	опыт №						
	421	422	423	424	425	426	427
Звонок	25	35	53	70	80	44	36
Шум	33	36	38	49	46	30	26
Тон—	17	4	13	17	24	12	17
Свет	27	14	32	25	18	29	33
Тон+	25	30	49	36	34	30	31
Звонок	48	33	57	46	54	45	26
Сумма условных положительных рефлексов . .	158	148	229	226	232	178	152

При 25 мг/кг дэамка рефлексы тоже повышались. У Азота в день введения вещества величина рефлексов не изменилась, а на следующий день повысилась на 81% и возвратилась в последующие дни к исходному уровню. У Ашки рефлексы повышались в течение 2 дней, но меньше, чем после 10 мг/кг. У Марсика и Опала сумма рефлексов по сравнению с предшест-

зующим опытным днем повысилась на 50—60% и возвратилась к норме после 5—6 дней. При этой дозе рефлексы увеличивались на все условные раздражители. Дифференцировка у двух собак — Ашки и Азота улучшалась и у двух — Опала и Марсика растормаживалась.

Наибольшей дозой дэамка, которая нами исследовалась, было 50 мг/кг. У собаки Азота после введения ее наблюдалось снижение рефлексов на сильные и слабые раздражители. На следующий день исходный условнорефлекторный фон полностью восстановился. У Ашки рефлексы снизились лишь на звонок, не изменились на шум и тон и повысились на свет. У Опала в день введения дэамка условные рефлексы на все раздражители увеличились, но меньше, чем при предыдущих дозах. На следующий день животное не ело пищи в камере, и у него отмечалось снижение рефлексов. На отрицательный раздражитель величина слюноотделения у всех животных увеличивалась.

Из вышеизложенного видно, что доза дэамка 1 мг/кг у некоторых собак вызывала сдвиги в условнорефлекторной деятельности, у других они были выражены незначительно или полностью отсутствовали. Сдвиги наблюдались только в день введения вещества. Суммарный эффект положительных рефлексов наиболее отчетливо возрастал при дозах 5 и 10 мг/кг, спадая затем постепенно в течение 2—5 суток. Введение дэамка в дозе 25 мг/кг тоже сопровождалось повышением условных рефлексов, однако не у всех собак оно было высоким, а после 50 мг/кг дэамка наступал срыв условнорефлекторной деятельности, интенсивность и глубина которого находились в зависимости от типологических особенностей нервной системы собак. Характер изменения дифференцировки при 1—5 мг/кг не отличался постоянством, при 10 мг/кг она улучшалась, а при дозах 25 и 50 мг/кг ухудшалась.

Опыты с кофеин-бензоатом натрия

После введения 1.7 мг/кг кофеин-бензоата натрия величина рефлексов у собак снижалась на все раздражители, но больше на слабые, в день введения и на следующий день. При дозе 8.5 мг/кг величина рефлексов у Марсика не имела ясного сдвига, у Азота в одном опыте суммарный эффект не менялся, но рефлекс на свет увеличился вдвое, а в другом — на все условные раздражители слюноотделение понизилось. Рефлексы оставались сниженными и в последующие 1—2 дня. У Ашки после этой дозы кофеина рефлексы повышались на 22 и 26% на все раздражители, но относительно больше на слабые (шум, свет), а у Гибры больше на сильный раздражитель (звонок). Слюноотделение на дифференцировочный сигнал у Азота и Ашки не менялось, у Гибры уменьшалось, у Марсика увеличивалось. Доза 17 мг/кг вызывала у всех собак повышение величины рефлексов, за исключением Азота, у которого рефлексы не повышались, а на звонок имелось даже понижение условнорефлекторного эффекта. Во всех случаях в последующие дни сумма рефлексов уменьшалась. На рисунке приводится опыт с данной дозой на собаке Опал.

Изменения со стороны дифференцировочного торможения при дозе 17 мг/кг кофеин-бензоата натрия были следующие: у Азота и Марсика слюноотделение на дифференцировочный раздражитель не менялось, а у Опала и Ашки оно увеличивалось. В дозе 42.5 мг/кг кофеин-бензоат натрия не повлиял на величину рефлексов у собаки Марсика, вызывал повышение рефлексов у Азота и Опала и снижение рефлексов у Ашки.

Изменение суммы условных рефлексов в процентах от величины в контролы (дэамка) и кофеин-бензо

Кличка собаки	Дэамк, 1 мг/кг		Кофеин-б. н., 1.7 мг/кг		Дэамк, 5 мг/кг		Кофеин-б. н., 8.5 мг/кг	
	в день введения	на следующий день	в день введения	на следующий день	в день введения	на следующий день	в день введения	на следующий день
Азот . . .	0.0	-5.6	-50.0	-16.1	+59.3	+41.8	+ 7.4	+ 7.
Ашка . . .	+10.0	+9.5	+ 2.8	- 3.8	+31.4	+25.9	+26.7	+14.
Марсиак . .	+20.1	-7.2	-20.4	- 1.2	+81.1	+32.8	+ 0.6	- 6.
Опал . . .	+30.6	-5.7	-27.2	- 6.2	+36.7	0.0	+25.2	-15.
Гибра . . .	+18.4	0	-20.6	+ 4.4	+68.7	+74.8	+11.2	- 0.

Примечания. Знак плюс — повышение, минус — понижение величины усл

На следующий день рефлексы были ниже нормы у трех собак, за исключением Ашки, у которого они повышались. Дифференцировка при этой дозе во всех опытах растормаживалась. После введения кофеин-бензоата натрия в дозе 85 мг/кг у трех собак (Азот, Ашка, Опал) наблюдалось нарушение условнорефлекторной деятельности. Условные рефлексы снижались, и, кроме того, имелся отказ от корма.

Из полученного экспериментального материала видно, что кофеин-бензоат натрия начиная с дозы 8.5 мг/кг повышал рефлексы. При 17 мг/кг увеличение рефлексов у собак (за исключением Азота) было выражено больше, но на следующий день имелось во всех случаях снижение суммы рефлексов. От 42.5 мг/кг имелось нарушение условнорефлекторной деятельности у двух собак, а при дозе 85 мг/кг — у трех собак.

Заключение

Все полученные данные позволяют сделать заключение о том, что диэтиламинметил-кофеин влияет на условнорефлекторную деятельность подобно кофеину. После введения 1, 5, 10 и 25 мг/кг вещества условные рефлексы повышались, причем обнаруживались уравнивательные и парадоксальные отношения на высоком уровне. Только доза 50 мг/кг вызывала кратковременное нарушение условнорефлекторной деятельности.

При сравнении эквивалентных доз дэамка и кофеин-бензоата натрия (табл. 2) видна четкая разница в интенсивности, длительности и глубине вызываемых сдвигов. При дозах 5, 10 и 25 мг/кг дэамк повышал величину условных рефлексов во всех опытах без исключения и значительно, чем кофеин-бензоат натрия. Кроме того, для диэтиламинметил-кофеина был характерен положительный эффект в последствии в течение 2—5 дней, а после кофеин-бензоата натрия в последующий день обычно имелось снижение условных рефлексов. Разница в действии этих двух веществ ясно проявилась при дозе дэамка 25 мг/кг и кофеин-бензоата натрия 42.5 мг/кг. Первый ни в одном случае не вызывал у собак снижения условных рефлексов, а второй у двух животных вызвал снижение рефлексов.

При просмотре материала опытов обращает на себя внимание тот факт, что только при большой дозе дэамка — 50 мг/кг появлялось зна-

ИЦА 2

ыте, принятой за 100, под влиянием различных доз диэтиламинотетил-кофеина
трия в мг/кг веса тела

Дэамк, 10 мг/кг		Кофеин-б. н., 17 мг/кг		Дэамк, 25 мг/кг		Кофеин-б. н., 42.5 мг/кг		Дэамк, 50 мг/кг		Кофеин-б. н., 85 мг/кг	
день веде- ния	на сле- дую- щий день	в день веде- ния	на сле- дую- щий день	в день веде- ния	на сле- дую- щий день	в день веде- ния	на сле- дую- щий день	в день введения	на следую- щий день	в день введения	на сле- дую- щий день
-64.0	+24.0	-15.3	-11.4	+ 7.5	+81.1	+24.5	-11.4	-55.4*	0	-58.4*	-15.0
-40.3	+30.7	+ 9.6	-24.0	+29.6	+15.2	-14.8	+10.6	- 9.3	-12.0	-56.0*	-24.0
-47.5	+47.5	+28.3	-59.6	+51.4	+ 9.2	- 4.4	-16.5	+19.1	- 3.8	+22.7	+13.8
-55.5	+44.4	+18.2	- 6.5	+62.3	+22.0	+25.6	- 1.3	+38.3	-26.8*	-58.4*	-53.2
-55.5	+25.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ых рефлексов, *звездочкой* обозначены случаи отказа от корма, полного и частичного.

чительное различие в реакции на него у собак в зависимости от типа нерв-
ной системы.

Таким образом, дэамк является веществом по сравнению с кофеином
более активным и менее токсичным.

ЛИТЕРАТУРА

Головчинская Е. С. и Е. С. Чаман, Журн. общ. химии, т. XXII
(LXXXIV), в. 3, 1952.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗМЕНЕНИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
У СОБАКИ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗАХ КВИЭТАЛА
(НОКТАЛА)**

Н. С. СОФРОНОВ

(Лаборатория фармакологии центральной нервной системы. Заведующий —
Г. И. Цобкалло)

Исследованиями, вышедшими из лабораторий И. П. Павлова, было установлено, что влияние наркотиков и снотворных веществ на высшую нервную деятельность характеризуется нарушением процесса внутреннего торможения и ослаблением его, а влияние брома, напротив, — концентрацией и усилением этого процесса. Барбитураты, как впервые показали исследования А. А. Линдберга (1935) и М. К. Петровой (1937), не составляют исключения в сравнении с другими снотворными веществами. В связи с этим представляло интерес исследовать влияние на высшую нервную деятельность таких барбитуратов, в состав которых входит бром, поскольку последнему присуще положительное влияние на внутреннее торможение.

Целью настоящей работы было изучение влияния на высшую нервную деятельность одного из барбитуратов, который содержит бром и по химической структуре является изопропил-β-бромаллилбарбитуровой кислотой. Этот препарат известен в отечественной литературе под названием квиэтал, а в заграничной под названием ноктала. Он имеет в своем составе 27.7% брома.

Методика

Опыты ставились в течение 1957 г. по методике пищевых слюнных условных рефлексов, на собаке Лихой, с сильными уравновешенными основными нервными процессами (сангвиник). Условные раздражители в опытах применялись в стереотипном порядке, и последний менялся лишь при различных испытаниях. Ассоциированной парой раздражителей были два тона с частотой 400 и 500 гц, воспроизводимые генератором ЗГ—10. Интервалы между раздражителями были 5 мин. Отставление условных раздражителей равнялось 20 сек. и совпадающее их действие с безусловным — 10 сек. Условное слюноотделение регистрировалось в делениях шкалы за каждые 5 сек. действия раздражителя, а безусловное — за каждые 10 сек. в течение 1 мин. Следует отметить, что данная собака в работе использовалась уже не первый год и реакции на основной стереотип раздражителей у нее были хорошо выработанными.

Квиэтал в дозах 2—40 мг/кг смешивался с 10 г сухарного порошка, смоченного водой 2 : 1, и давался собаке. Для установления времени наиболее выраженного действия квиэтал на условнорефлекторную деятельность собаки опыты ставились в различные сроки после дачи порошка с препаратом. При контрольных опытах в соответствующие сроки во всех случаях применялся сухарный порошок без квиэтал.

Результаты исследования

Для определения срока оптимального действия квиэтала после применения препарата в дозе 15 мг/кг опыты ставились через различные промежутки времени. Результаты опытов приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Изменения условных рефлексов (в дел. шк.) у собаки Лихой при различных промежутках времени между дачей квиэтала в дозе 15 мг/кг и началом опыта

Раздражители	Дата опытов (1957 г.) и промежутков времени от дачи препарата до опыта											
	9 V	10 V	10 V	13 V	15 V	20 V	21 V	22 V	24 V	29 V	30 V	31 V
	—	2½ ч.	6 ч.	—	—	—	1½ ч.	—	—	—	45 м.	—
Звонок	47	70	58	58	38	52	90	43	43	56	68	67
Свет	23	40	26	45	51	35	66	45	49	50	58	28
Тон + 400 гц . .	30	43	49	44	43	43	90	37	37	57	50	54
Шум	45	37	42	39	40	36	55	42	37	50	55	56
Тон — 500 гц . .	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1
Звонок	40	43	43	36	46	36	40	46	33	51	46	40
Сумма положи- тельных услов- ных рефлексов	185	233	218	222	218	202	341	213	199	264	277	245
Процент диффе- ренцировки . .	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Сумма безуслов- ных рефлексов	1543	1588	1525	1467	1592	1521	1887	1722	1577	1537	1656	1726

Из данных табл. 1 видно, что в опыте, поставленном через 45 мин., после применения квиэтала (опыт 30 V 1957) сумма положительных условных рефлексов повысилась по сравнению с опытом в предыдущий день без квиэтала. Однако повышение рефлексов было сравнительно невелико, всего на 13 делений шкалы. В опыте, поставленном через 1½ часа после приема препарата, повышение рефлексов было на 139 дел. шк. (опыт 21 V 1957). Рефлексы также повышались, когда опыт ставился через 2½ часа (опыт 10 V 1957). В опыте, поставленном повторно в тот же день, через 6 часов после дачи препарата, условные рефлексы были ниже, чем в опыте, поставленном через 2½ часа. Изменения безусловных рефлексов были незначительными и в том же направлении, как изменения условных рефлексов. Дифференцировочный рефлекс в этих опытах почти не изменялся. Таким образом, квиэтала в данной дозе вызывал наибольшие изменения условных и безусловных рефлексов через 1½ и 2½ часа после его приема. Ввиду этого в последующих опытах мы давали квиэтала за 2 часа до начала опыта.

Из табл. 1 можно получить представление и о длительности действия квиэтала. Как видно, в течение месяца препарат в дозе 15 мг/кг применялся на Лихом три раза. После применения его 10 V 1957 положительные условные рефлексы не снизились до исходного уровня еще на 5-й день. Но после опыта 21 V 1957 величина рефлексов на 3-й день достигла исходного уровня. Можно было наблюдать такие случаи, когда на 2-й день после применения препарата положительные условные рефлексы были

даже ниже исходного уровня, а затем с колебаниями в течение 3—5 дней достигали его (опыт 30 V 1957). Далее будет видно, что в ряде случаев действие квиэталы ограничивалось лишь днем его применения. Колебания рефлексов при действии квиэталы у одного и того же животного при одной и той же дозе, при одних и тех же условиях постановки опытов нужно, вероятно, ставить в зависимость от исходного состояния организма животного, зависящего от всей совокупности окружающих условий.

Самая меньшая, применявшаяся у Лихого доза квиэталы — 2 мг/кг — вызывала понижение суммы положительных условных рефлексов и не оказывала влияния на величину упрочненного дифференцировочного рефлекса. Дозы квиэталы 5, 10 мг/кг и, как приводилось выше, 15 мг/кг, наоборот, вызывали повышение положительных условных рефлексов и в некоторых случаях небольшие нарушения дифференцировочного торможения. Даже дозы 25 и 40 мг/кг у этой собаки, если опыт ставился не через 2 часа после приема препарата, а через 1 час, также повышали сумму положительных условных рефлексов. В опытах, проводившихся позднее 1½ часов после приема 25 и 40 мг/кг квиэталы, положительные условные рефлексy значительно снижались, наблюдались фазовые явления, а при дозе 40 мг/кг наступал сон; в этих случаях нарушался дифференцировочный рефлекс. Изменения суммы положительных условных рефлексов при указанных дозах приведены в табл. 2.

ТАБ

Изменения условных рефлексов (в дел. шк.)

Раздражители	12 II	13 II	14 II	3 IV	4 IV	5 IV	8 IV
	Дозы квиэталы						
	—	2	—	—	5	—	—
Звонок	47	46	64	57	61	55	51
Свет	63	44	54	58	62	44	42
Тон + 400 гц	45	44	38	50	58	57	41
Шум	57	40	53	46	50	43	50
Тон — 500 гц	0	0	0	0	0	10	0
Звонок	48	47	50	44	48	49	56
Сумма положительных условных рефлексов	260	221	259	255	279	248	240
Процент дифференци- ровки	0	0	0	0	0	17.5	0
Сумма безусловных рефлексов	1701	1714	1712	1729	1888	1858	1648

Примечания. Все опыты ставились через 2 часа после приема квиэталы. ставился повторно, через 5 часов после приема квиэталы.

Таким образом, нашими опытами было установлено, что положительные условные рефлексy у собаки изменялись и при самых малых дозах квиэталы, которые мы применяли. Но известно, что при наркотиках и снотворных изменениям подвергается прежде всего процесс внутреннего торможения. Если судить по рефлексам на дифференцировочный раздражитель, то в наших опытах данное положение не подтверждается. Это, вероятно, нужно отнести больше всего за счет прочности дифференцировочного рефлекса у Лихого.

Доказательством изменения внутреннего торможения при различных дозах квиэтал могло служить последовательное торможение после применения дифференцировочного раздражителя. В опытах с квиэталом в ряде случаев величина рефлекса на последний звонок была меньше, чем на первый в сравнении с таковыми без квиэтал. Но это явление наблюдалось не во всех опытах.

Убедительным доказательством изменения внутреннего торможения при квиэтал являлся ход условнорефлекторного слюноотделения при запаздывающем рефлексе. У нашей собаки вырабатывался запаздывающий рефлекс с 3-минутным отставлением зуммера, примененного после первого звонка в стереотипе раздражителей. При семи повторениях такого опыта правильное запаздывание у животного не вырабатывалось. Перед восьмым опытом собаке было дано 2 мг/кг квиэтал (опыт 13 IX 1957, табл. 3). В этом опыте наступили резкие изменения. Величина запаздывающего рефлекса уменьшилась и запаздывание оказалось правильным. Следует отметить, что дифференцировочный рефлекс в этом опыте оставался нулевым. В дальнейших опытах запаздывающий рефлекс улучшился и запаздывание осталось правильным, что видно из табл. 3. Следовательно, квиэтал в дозе 2 мг/кг помог в выработке и закреплении указанного рефлекса. Неоднократное применение препарата в этой дозе всегда углубляло тормозную фазу запаздывающего рефлекса. Доза

ТАБЛИЦА 2

с собаки Лихой при различных дозах квиэтал (1957 г.)

15 IV	16 IV	17 IV	26 VI	27 VI	27 VI	28 VI	11 XII	12 XII	13 XII
мг/кг									
—	10	—	—	25	—	—	—	40	—
60	68	55	54	76	36	40	55	77	65
67	67	47	50	65	6	44	60	61	65
46	68	48	43	62	36	40	44	66	50
41	62	48	45	63	36	44	56	56	48
0	2	1	0	11	0	0	1	3	1
54	58	55	42	49	37	43	53	50	51
268	323	253	234	315	151	211	268	310	279
0	3	2	0	18	0	0	2.5	4.5	2
1562	1704	1659	1561	1584	1521	1741	1585	1594	1668

7 VI и 12 XII опыты ставились через 1 час после приема квиэтал. 27 VI опыт

квиэтал в 5 мг/кг вызывала увеличение запаздывающего рефлекса, но не нарушала правильности запаздывания. Дифференцировочный рефлекс при этом не изменялся. При дозе квиэтал 10 мг/кг наступало нарушение правильного запаздывания. При 20 мг/кг еще больше возрастала величина рефлекса и резко нарушалась правильность его запаздывания. При этом и дифференцировка несколько растормаживалась.

Важным показателем действия наркотиков и снотворных являются изменения рефлексов во времени. Причем в данном случае основную

ТАБЛИЦА 3

Изменения запаздывающего рефлекса (в дел. шк.) у собаки Лихой при различных дозах квиэтала (1957 г.)

Время запаздывания	4 IX	12 IX	13 IX	14 IX	16 IX	17 X	18 X	19 X	22 X	23 X	41 XI	42 XI	43 XI	44 XI	27 XI	28 XI	29 XI
	Дозы квиэтала в мг/кг																
	—	—	2	—	—	—	5	—	—	—	—	—	10	—	—	20	—
1-я минута .	124	87	45	2	1	1	14	3	1	0	2	3	53	0	2	114	0
2-я минута .	75	53	55	73	74	42	41	3	3	2	15	35	66	44	14	105	3
3-я минута .	60	65	58	62	82	120	161	65	73	112	87	142	156	99	68	104	46
Сумма рефлексов . .	259	205	128	137	157	163	216	71	77	114	104	180	275	143	84	323	49

Примечание. Опыты ставились через 2 часа после приема квиэтала.

ТАБЛИЦА 4

Изменения суммы положительных условных рефлексов (в дел. шк.) у собаки Лихой при различных дозах квиэтала за каждые 5 сек. (1957 г.)

Интервалы времени	19 II	20 II	21 II	22 II	3 IV	4 IV	5 IV	8 IV	15 IV	16 IV	17 IV	18 IV	22 IV	26 VI	27 VI	28 VI
	Дозы квиэтала в мг/кг															
	—	2	—	—	—	5	—	—	—	10	—	—	—	—	25	—
Первые 5 сек. . .	26	22	15	24	19	30	27	20	22	43	26	18	24	17	59	10
Вторые 5 сек. . .	67	59	52	52	43	54	54	51	59	73	53	49	60	49	71	39
Третьи 5 сек. . .	79	79	84	65	71	72	73	75	82	90	75	75	81	66	87	64
Четвертые 5 сек. . .	95	97	100	100	122	123	94	94	105	113	99	107	105	102	98	98
Сумма рефлексов . .	267	257	251	241	255	279	248	240	268	323	253	249	270	234	315	211

Примечание. Все опыты ставились через 2 часа, опыт 27 VI — через час после приема квиэтала.

роль играет начальная величина рефлекса. Как известно, для оценки хода условного слюноотделения применяется регистрация его через небольшие промежутки времени, например через каждые 5 сек.

В табл. 4 приведены данные об изменениях суммы положительных условных рефлексов за каждые 5 сек. при различных дозах квиэтала. Здесь можно сравнивать между собой сумму рефлексов на все

положительные раздражители стереотипа за каждые 5 сек. или за первые и вторые 10 сек. их действия. В опыте от 19 II 1957 до применения квиэ тала была получена за первые 10 сек. сумма рефлексов $26 + 67 = 93$ и за вторые 10 сек. $79 + 95 = 174$. В опыте с квиэ талом 20 II 1957 соответственные величины рефлексов составляли: $22 + 59 = 81$ и $79 + 97 = 176$. Сравнивая полученные цифры за первые 10 сек. в том и другом случае 93 и 81, можно отметить большее начальное запаздывание условно-рефлекторного слюноотделения при квиэ тала по сравнению с контрольным опытом (19 II 1957). Такое запаздывание рефлексов следует отнести за счет улучшения процесса внутреннего торможения. Можно полагать, что и снижение положительных условных рефлексов при дозе квиэ тала 2 мг/кг было обусловлено большим начальным запаздыванием их.

При точно таком же подходе рассмотрим опыты от 3 IV и 4 IV 1957. В последнем опыте была применена доза квиэ тала 5 мг/кг. В данном случае цифры будут такие: $19 + 43 = 62$ и $71 + 122 = 193$, а также $30 + 54 = 84$ и $72 + 123 = 195$. Здесь наблюдается обратное явление в характере условного слюноотделения за первые 10 сек. в сравнении с вышеописанными опытами. Отсюда следует, что при дозе квиэ тала 5 мг/кг наступало не увеличение, а уменьшение запаздывания рефлексов. За счет этого, по-видимому, и произошло увеличение суммы положительных условных рефлексов. Такие же изменения наблюдались в опытах с применением квиэ тала в дозе 10 мг/кг и еще более четко — при дозе 25 мг/кг, если опыт ставился в последнем случае через 1 час, а не через 2 часа после применения препарата.

Таким образом, повышение положительных условных рефлексов под влиянием квиэ тала при указанных дозах можно относить за счет уменьшения их запаздывания. Такое объяснение подтверждается и опытами с запаздывающим рефлексом. Отсюда вытекает второе положение, что при дозах квиэ тала 2.5 и 10 мг/кг процесс возбуждения у данной собаки не угнетался. При дозе препарата 25 мг/кг (и 40 мг/кг) также прежде всего наступали изменения в запаздывании условных рефлексов, а затем уже квиэ тал проявлял свое влияние и на процесс возбуждения. В последнем случае положительные условные рефлексy понижались и наблюдались фазовые явления.

В заключение следует остановиться на вопросе, как объяснить то увеличение запаздывания рефлексов, которое проявляется при квиэ тала в дозе 2 мг/кг (сравнительно малой дозе). Такие отношения наблюдал и В. К. Федоров (1949), когда изучал начальное влияние наркотиков на большие полушария головного мозга. Мы с этим явлением встречались при изучении других снотворных веществ (Софронов, 1955, 1956). Можно, например, предполагать, что увеличение запаздывания рефлексов под влиянием малой дозы квиэ тала связано также с наличием брома в этом снотворном веществе. Но такое предположение не согласуется с подобным влиянием веществ (например, барбитала), которые не имеют в своем составе брома. Таким образом, здесь имеют место другие механизмы, которые, быть может, связаны с парабитическим влиянием наркотических и снотворных веществ. Данный вопрос требует дальнейших специальных исследований.

Выводы

1. При сравнительно малой дозе квиэ тала — 2 мг/кг положительные условные рефлексy понижаются, причем это связано с увеличением их запаздывания.

2. Средние дозы препарата — 5, 10, 15 мг/кг повышают положительные условные рефлексy, что связано с начальным ухудшением процесса внутреннего торможения.

3. При больших дозах квинтала — 20, 25, 40 мг/кг наступают общие нарушения условных рефлексов, появляются гипнотические фазы с последующим сном (при 40 мг/кг).

4. Безусловное слюноотделение изменяется в том же направлении, как и условное, но в значительно меньшей степени.

ЛИТЕРАТУРА

- Л и н д б е р г А. А. Некоторые данные о действии снотворных веществ на высшую нервную деятельность собаки. Тез. дисс. Л., 1935.
П е т р о в а М. К., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. VII, 1937.
С о ф р о н о в Н. С., Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 4, 1955.
С о ф р о н о в Н. С., Семнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., М.—Л., 1956.
Ф е д о р о в В. К., Тр. Физиол. лабор. им. И. П. Павлова, т. XV, 1949.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗМЕНЕНИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У СОБАК
ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ ПРИМЕНЕНИИ БАРБАМИЛА**

Н. С. СОФРОНОВ и Г. И. ЦОБКАЛЛО

(Лаборатория фармакологии центральной нервной системы. Заведующий —
Г. И. Цобкалло)

В медицинских учреждениях за последние годы широко применяется снотворное вещество — барбамил (амиталнатрий). Этот препарат изучался с точки зрения влияния его на высшую нервную деятельность собак Вольфом и Гентом (Wolf a. Gantt, 1935), В. Ф. Широкиным (1953), Б. С. Бамдас с соавторами (1954), Е. А. Айрияном и О. Д. Гаске в постнаркотической стадии (1957) и Н. Г. Стройковой в связи с изучением антагонизма между коразолом и наркотическими веществами (1956). Мы изучали действие барбамила в различных дозах на условные рефлексы у собак разных типов нервной системы (Софронов, 1956).

Целью настоящей работы было изучение влияния на высшую нервную деятельность собак, неодинаковых по типу нервной системы, различных доз барбамила при хроническом введении его. Вопрос этот представляет теоретический и практический интерес, так как при лечении барбамилом длительное применение его встречается очень часто.

Методика

Опыты ставились по методике пищевых слюнных условных рефлексов. Стереотип у всех собак состоял из 5 положительных условных раздражителей и одного дифференцировочного, стоящего обычно на предпоследнем месте. Интервалы между раздражителями у одних собак равнялись 4 мин., у других — 5 мин. Отставление условных раздражителей равнялось 20 сек. Условное слюноотделение регистрировалось дробно за каждые 5 сек. действия раздражителя. Учитывалось также за 20 сек. слюноотделение, которое предшествовало действию условного раздражителя (промежуточное). Величина безусловных рефлексов записывалась за каждые 10 сек. в течение 1 мин. Барбамил вводился собакам ежедневно под кожу в виде водных растворов за 30—50 мин. до начала опыта в дозах 0.5, 2.5 и 10 мг/кг.

Тип нервной системы у пяти подопытных собак был определен по малому стандарту со следующей характеристикой их основных нервных процессов:

- 1) Линза — сильные нервные процессы с хорошей подвижностью и некоторым преобладанием возбуждения над торможением (неуравновешенная);
- 2) Лихой — сильные, уравновешенные, с хорошей подвижностью возбуждение и торможение;
- 3) Булька — возбуждение и торможение средней силы, уравновешенные, подвижность средняя; была восприимчива к гипнотизации;
- 4) Лихач — нервные процессы слабые, со средней подвижностью, выражена пассивно-оборонительная реакция (одна из сильных вариаций слабого типа);
- 5) Дина — возбуждение и торможение слабые, с большой инертностью (слабый тип).

Изучение хронического действия барбамила на собаках производилось в следующем порядке: время каждого многодневного опыта разбивалось на периоды, длитель-

ностью 12 дней, причем в исходном, нормальном 12-дневном периоде опыты ставились без применения барбамила, после чего последний вводился животному ежедневно в определенной дозе на протяжении двух или трех таких периодов, т. е. в течение 24 или 36 дней.

Ввиду того что изменения со стороны условных рефлексов у собак при ежедневном длительном применении барбамила развивались довольно медленно, мы суммировали результаты опытов за каждый 12-дневный период и сравнивали между собой состояние условнорефлекторной деятельности в исходном, контрольном периоде с последующими периодами, в течение которых вводился барбамил. За каждый период суммировались отдельно величины рефлексов на положительные раздражители, на тормозные раздражители, а также величины промежуточного слюноотделения, последовательного торможения и безусловной секреции. Для того чтобы нагляднее представить изменения со стороны положительных условных рефлексов на протяжении опыта, мы принимали сумму их в исходном периоде за 100, а величины в последующие периоды при введении барбамила выражали в процентах. Такой же способ оценки результатов длительных опытов применялся нами в отношении промежуточного слюноотделения и безусловной секреции. Полученные изменения положительных условных рефлексов у собак при различных дозах барбамила были подвергнуты статистической обработке.

Результаты исследований

В опытах с хроническим введением собакам небольших доз барбамила изменения со стороны условных рефлексов были выражены не резко, причем в одних случаях они несколько понижались, в других повышались и затем иногда возвращались к исходному уровню. Однако сопоставление фактов, полученных при изучении хронического действия различных доз барбамила у собак, различающихся по типологическим свойствам нервной системы, дало основание предполагать, что вышеуказанные сравнительно небольшие изменения со стороны условных рефлексов были обусловлены определенными изменениями в течении основных нервных процессов.

На положительные условные рефлексы влияние барбамила выражалось в том, что при меньших дозах в первые дни действия его рефлексы понижались, а при больших дозах они или мало изменялись, или, наоборот, повышались. У отдельных собак наблюдались особенности в реакциях на разные дозы и различную длительность применения препарата. Например, у Лихача в первый 12-дневный период применения препарата в дозе 0.5 мг/кг положительные условные рефлексы снизились на 30% по сравнению с исходным периодом. Во втором периоде рефлексы вернулись к исходному уровню, а в третьем периоде они на 11% превысили его. При дозе барбамила 2 мг/кг ход изменений рефлексов был иным. В первом периоде рефлексы увеличились на 7%, а во втором периоде уменьшились на 13% по сравнению с нормой. В первом периоде применения барбамила в дозе 5 мг/кг рефлексы у Лихача не изменились, в последующие периоды они повысились на 7 и 8%.

На рис. 1 показано изменение суммы положительных условных рефлексов у 4 собак, различающихся по типологическим свойствам нервной системы, при одной и той же дозе барбамила (2 мг/кг). Здесь видно, что положительные условные рефлексы в первый опытный период у Лихого понизились на 6% и у Бульки — на 12% (по типу собаки более сильные). Во втором опытном периоде у Лихого рефлексы снизились на 18%, а у Бульки они достигли 102% по сравнению с исходным уровнем. У двух других собак — Лихача и Дины (собаки слабого типа) — в первый опытный период рефлексы повысились; у Дины они повысились и во втором периоде, до уровня 115%. Из этого видно, что у более сильных по типу собак увеличение рефлексов при дозе барбамила 2 мг/кг еще не насту-

ало, в то время как у собак более слабого типа эта реакция была отчетливо выражена.

Нами была проведена статистическая обработка вышеприведенных результатов опытов. Мы определяли достоверность отклонений величины условных рефлексов при применении барбамила в сравнении с контрольным уровнем условных рефлексов (без применения барбамила). Из 13 обработанных случаев изменений суммы положительных условных рефлексов отклонения оказались достоверными в 10 случаях. Достоверность была в пределах 95—99%. Три случая недостоверных отклонений были в первом 12-дневном периоде применения барбамила в дозе 2 мг/кг у Лихого, Лихача и Дины. Они явились результатом резких колебаний суммы условных рефлексов за каждый день в данном периоде. В последующие 12-дневные периоды применения барбамила отклонения рефлексов становились достоверными. Это свидетельствовало о том, что в первые дни применения препарата ответная реакция организма животных оставалась весьма непостоянной и только в дальнейшем организм, как бы приспособляясь, отвечал уже более постоянной реакцией на ежедневные введения барбамила.

Для анализа вышеприведенных особенностей реакций собак на барбамил мы специально рассмотрели, как изменяется условное слюноотделение за каждые 5 сек. При таком приеме анализа условного слюноотделения имелось целью выяснить у подопытных животных состояние внутреннего торможения, поскольку последнее влияет на ход запаздывания (Куналов, 1925).

На рис. 2 видно, что у Лихого в течение двух опытных 12-дневных периодов с барбамиллом внутреннее торможение было выражено достаточно хорошо. Об этом можно судить по запаздыванию рефлексов в течение первых 5—10 сек. отставления раздражителя как в первом, так и во втором периодах применения препарата. На запаздывание рефлексов указывает то, что в первый и второй 5-секундные промежутки времени уровень рефлексов был ниже, чем в третьем и четвертом по сравнению с ходом слюноотделения в контрольном периоде. У Бульки в первом периоде с барбамиллом также наблюдалось падение положительных рефлексов и больше в первые 10 сек. Во втором периоде с барбамиллом у нее при весьма небольшом увеличении (2%) общей суммы рефлексов по сравнению с исходным периодом рефлексы в первом и втором 5-секундных интервалах были больше (112 и 102%), чем рефлексы в третьем и четвертом (93 и 101%). Такое явление свидетельствовало о том, что во втором периоде применения барбамила у этой собаки наступало ослабление внутреннего торможения и больше проявлялся процесс возбуждения. У двух других собак (рис. 2, в и г), как видно из хода условной секреции за каждые 5 сек., слабость торможения проявлялась в первые же периоды применения барбамила. Причем эта слабость была достаточно выражена, и

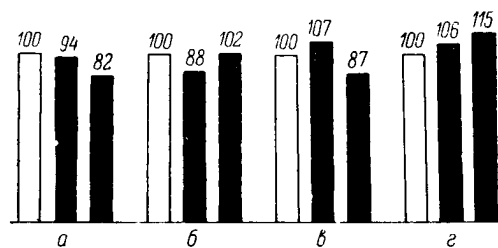


Рис. 1. Изменения положительных условных рефлексов в процентах у собак Лихой (а), Булька (б), Лихач (в) и Дина (г) при хроническом применении барбамила в дозе 2 мг/кг.

Белые столбики — контрольные опыты, черные — опыты с применением барбамила; цифры над столбиками — суммы условных рефлексов в процентах.

общая сумма положительных рефлексов превышала исходный уровень на 6—7%.

Мы ставили опыты с применением и других доз барбамила; так, на пример, на рис. 3 приведены данные по 5-секундным интервалам, которые были получены у Лихого при хроническом введении барбамила в дозе 5 мг/кг и у Линзы — в дозе 10 мг/кг. У Лихого при данной дозе в первом периоде применения барбамила значительных изменений рефлексов не наступало, но во втором и третьем периодах проявилась слабость торможения с увеличением условного слюноотделения за первые 10 сек. дей

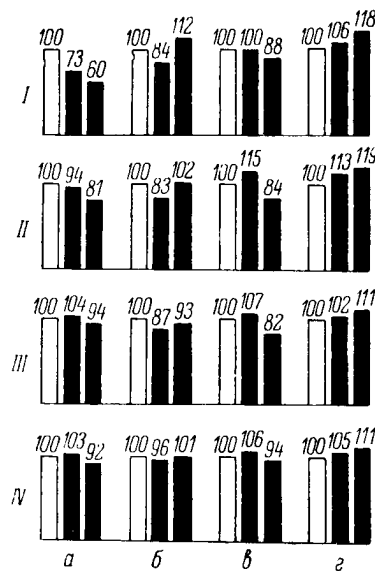


Рис. 2. Изменения положительных условных рефлексов в процентах у собак Лихой (а), Булька (б), Лихач (в) и Дина (г) при дозе барбамила 2 мг/кг.

I — 1-й, II — 2-й, III — 3-й, IV — 4-й 5-секундные интервалы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

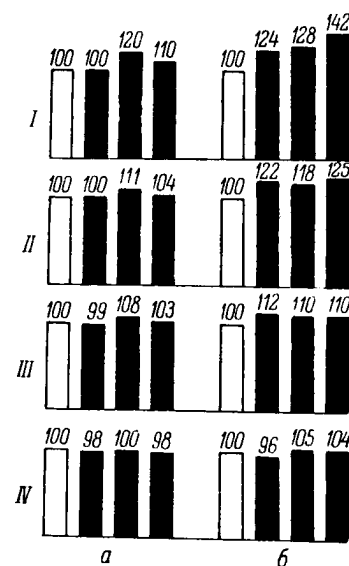


Рис. 3. Изменения положительных условных рефлексов в процентах при хроническом применении барбамила у собак Лихой, доза 5 мг/кг (а), и Линзы, доза 10 мг/кг (б), за каждые 5 сек.

Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

ствия условного раздражителя. У Линзы при дозе препарата 10 мг/кг слабость торможения со все нарастающим эффектом наступала с первого периода применения барбамила. Этот факт в отношении Линзы вполне объясним, потому что, с одной стороны, у нее и в норме процесс возбуждения преобладал над процессом торможения, а с другой стороны, ослаблению торможения могла способствовать сравнительно большая доза барбамила.

Таким образом, указанный прием учета влияния барбамила на условные рефлексы, при его хроническом применении, дал возможность судить о состоянии основных нервных процессов у подопытных животных. Изменения рефлексов выявлялись не только в зависимости от применяемых доз барбамила, но и оттого, к какому типу относилось подопытное животное.

При статистической обработке отклонений положительных условных рефлексов за каждые 5 сек. в условиях применения барбамила из 13 слу-

ав достоверные результаты были получены в 7 случаях, а в остальных случаях отклонения оказались статистически недостоверными. Эта достоверность была результатом больших колебаний условных рефлексов в первой половине действия раздражителей.

Судить о состоянии торможения можно не только по количеству слюны, выделенной во время действия раздражителя, но и по количеству той слюны, которая выделяется до действия раздражителя, т. е. по межсигнальному или промежуточному слюноотделению. Р. А. Григорьян (1955) в своей диссертации указывает, что промежуточное слюноотделение у собак является одним из показателей состояния дифференцировочного торможения, так как здесь происходит различение промежуточных времени между условными раздражителями. Он считает промежуточное слюноотделение более точным показателем выработанного торможения потому, что оно скорее изменяется, чем обычная дифференцировка на тормозной раздражитель, в частности при действии алкоголя.

Основываясь на этих данных, мы провели наблюдения и за промежуточным слюноотделением, причем учитывалось то количество слюны, которое выделялось у собак в конце межсигнального периода, именно, в течение 20 сек., предшествующих началу действия раздражителя. В результате оказалось, что этот показатель отражал такие же изменения внутреннего торможения, которые были получены при анализе хода слюноотделения на положительные условные раздражители. В этом можно убедиться при рассмотрении рис. 4, на котором приведены процентные данные о межсигнальном слюноотделении у четырех собак при дозе барбамила 2 мг/кг. По общей направленности сдвигов межсигнального слюноотделения рис. 4 напоминает рис. 1; различия касаются лишь величин наступающих изменений. Только у Лихача при межсигнальном слюноотделении в первом периоде применения барбамила было падение процентной величины (67%), а не увеличение, как при условном слюноотделении в этом периоде (рис. 1).

Таким образом, в большинстве случаев реакция на положительный условный раздражитель соответствовала тому уровню взаимоотношений процессов возбуждения и торможения, который имелся перед началом действия этого раздражителя.

Мы рассмотрели также реакцию животных при применении барбамила на дифференцировочный раздражитель. У всех собак, за исключением Дины, дифференцировочный рефлекс в норме был хорошо укреплен, причем у неуравновешенной Линзы никогда не было нулевой дифференцировки.

При малых дозах препарата дифференцировочное торможение мало изменялось, а если изменялось, то в сторону его улучшения; при большой дозе (10 мг/кг) оно претерпевало изменения в сторону растормаживания, величина рефлекса увеличивалась (табл. 1).

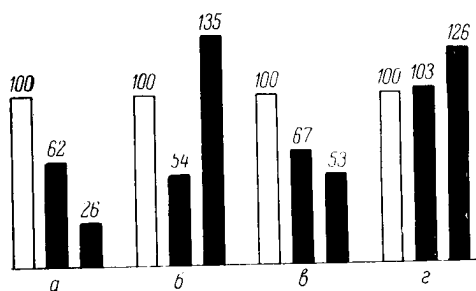


Рис. 4. Изменения межсигнального слюноотделения в процентах у собак Лихой (а), Булька (б), Лихач (в) и Дина (г) при хроническом применении барбамила в дозе 2 мг/кг.

Каждый столбик — сумма межсигнального слюноотделения за 12 опытных дней. Обозначения те же, что на рис. 1.

ТАБЛИЦА 1

Изменения суммы дифференцировочного рефлекса у собак (в дел. шк.) при различных дозах барбамила по 12-дневным периодам времени (I, II, III)

Кличка собаки	Доза														
	0.5 мг/кг				2 мг/кг			5 мг/кг				10 мг/кг			
	нор- ма	I	II	III	нор- ма	I	II	нор- ма	I	II	III	нор- ма	I	II	III
Лихач	3	6	2	6	13	6	2	2	3	0	0	—	—	—	—
Булька	29	9	7	20	13	15	31	—	—	—	—	—	—	—	—
Дина	—	—	—	—	234	203	168	—	—	—	—	—	—	—	—
Лихой	—	—	—	—	39	8	15	5	9	3	5	—	—	—	—
Линза	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	106	157	144	138

Рассматривая табл. 1, можно отметить ухудшение дифференцировочного торможения у Бульки при 2 мг/кг барбамила, во втором периоде применения его, и у Линзы при 10 мг/кг барбамила, с первого периода применения препарата. У всех остальных собак при дозах 0.5, 2 и 5 мг/кг никакого ухудшения этого вида торможения не наблюдалось.

Нами производились также испытания с удлинением действия дифференцировочного раздражителя до 3 мин. после однократных и повторных (6 и 14 дней) введений различных доз барбамила. Опыты были поставлены на собаках Линзе, Лихом и Булке, причем оказалось, что барбамил в малых дозах не оказывал заметного влияния на дифференцировочное торможение. Так, например, у Линзы при 3-минутном удлинении дифференцировка почти не изменилась при введениях барбамила в дозе 0.5 мг/кг в течение 6 дней. В норме общая сумма рефлекса за 3 мин. действия дифференцировочного раздражителя у нее была равна 73 делениям шкалы, а после введения препарата — 76. Применение барбамила у этой же собаки в дозе 10 мг/кг в течение 6 дней подряд оказало большее влияние, увеличив сумму этого рефлекса на 9 делений шкалы. Подобное же изменение рефлекса было и после 14-дневного применения препарата в данной дозе. Таким образом, очевидно, что только большие дозы барбамила вызывали изменение рефлекса у собак при удлинении действия дифференцировочного раздражителя.

Нас интересовал также вопрос, как изменялось последовательное торможение при применении барбамила, так как в стереотипе раздражителей, в опытах на собаках, всегда имелся тормозной раздражитель. Данные об изменении последовательного торможения под влиянием барбамила представлены в табл. 2.

Мы видим, что появление последовательного торможения у собак не всегда совпадало с ослаблением дифференцировочного рефлекса (табл. 1). Нельзя было уловить такой закономерной связи, чтобы всегда при ослаблении дифференцировки больше проявляло себя последовательное торможение. Такое совпадение наблюдалось у Линзы при 10 мг/кг барбамила и у Бульки при 2 мг/кг. В остальных случаях: или последовательное торможение не совпадало с ослаблением дифференцировки (Лихач, Лихой — при 2 мг/кг), или оно мало себя проявляло (Лихач — при 5 мг/кг), или даже, наоборот, наблюдалась положительная индукция, хотя дифференцировка при этом изменялась незначительно (Лихач и Лихой —

ТАБЛИЦА 2

Изменения положительного условного рефлекса на звонок, следующий после дифференцировочного тона, в процентах к рефлексу на звонок до дифференцировки по 12-дневным периодам времени (I, II, III) у собак при разных дозах барбамила

Кличка собаки	Доза											
	0.5 мг/кг				2 мг/кг				5 мг/кг			
	нор- ма	I	II	III	нор- ма	I	II	нор- ма	I	II	III	нор- ма
Лихач	80	52	76	78	88	61	47	70	84	78	72	—
Булька	80	83	85	89	90	75	77	—	—	—	—	—
Дина	—	—	—	—	73	89	73	—	—	—	—	—
Лихой	—	—	—	—	87	72	78	80	83	87	93	—
Линза	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	91
												87
												88
												81

при 5 мг/кг). Такие явления нужно, видимо, отнести за счет ряда других факторов: индивидуальных особенностей животных, срока их работы при данном стереотипе, состояния пищевой возбудимости и т. д.

Величина изменений, наступавших в безусловных слюнных рефлексах у собак, при данных дозах хронического применения барбамила в наших опытах не превышала 12%. Для иллюстрации приводим табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Изменения условных и безусловных рефлексов в процентах у собаки Лихач при различных дозах барбамила по 12-дневным периодам времени (I, II, III)

Рефлексы	Доза									
	0.5 мг/кг				2 мг/кг				5 мг/кг	
	норма	I	II	III	норма	I	II	норма	I	II
Условные .	100	70	100	111	100	108	89	100	100	107
Безуслов- ные . . .	100	97.5	97.5	98.2	100	97.7	99	100	106.5	106
										111.8

Из таблицы видно, что если условный рефлекс в первом периоде применения барбамила в дозе 0.5 мг/кг понизился на 30%, то безусловный понизился всего лишь на 2.5%. Во втором периоде при этой дозе условный рефлекс не изменился по сравнению с нормой, а безусловный изменился на те же 2.5%. Различия в изменениях условных и безусловных рефлексов наблюдались у Лихача при дозах 2 и 5 мг/кг. У других собак изменения безусловных рефлексов не превышали этих цифр. Отсюда следует, что изменения, которые наступали в условном слюноотделении при применении барбамила, по общей сумме, не соответствовали изменениям безусловного слюноотделения.

Таким образом, опыты хронического применения барбамила в дозах 0.5, 2.5 и 10 мг/кг, проведенные на пяти собаках, свидетельствуют о том,

что путем дробной регистрации (по 5 сек.) положительных условных рефлексов можно судить не только о состоянии этих рефлексов, но и о том, как влияет фармакологическое вещество в данных дозах на внутреннее торможение у собак, различных по типологическим свойствам нервной системы.

Выводы

1. При хроническом введении собакам барбамила наблюдается изменение их высшей нервной деятельности в зависимости от дозы препарата и типа нервной системы животного.
2. Наблюдавшееся при хроническом применении малых доз барбамила (0,5 и 2 мг/кг) увеличение запаздывания положительных условных рефлексов указывает на улучшение внутреннего торможения.
3. При хроническом применении больших доз барбамила (5 и 10 мг/кг) условное слюноотделение было больше в начале действия положительных раздражителей, чем в конце их действия; это свидетельствует об ослаблении внутреннего торможения.
4. При различных дозах барбамила и в зависимости от типа нервной системы собак наблюдалось последовательное торможение, что также свидетельствует об ослаблении внутреннего торможения.
5. Дифференцировочное торможение при обычном отставлении раздражителя (20 сек.) и при удлинении его действия до 3 мин. мало изменяется от изученных доз барбамила.
6. При хроническом применении барбамила безусловное слюноотделение изменяется незначительно и колебания его не соответствуют изменениям условного слюноотделения.

ЛИТЕРАТУРА

- Айриякян Е. А. и О. Д. Гаске, Журн. высш. нервн. деят., т. VII, в. 1, 1957.
 Бамдас Б. С., Д. И. Ландо, А. П. Левкович, Ю. Б. Нуллер, Г. К. Тарасов, В. С. Цивилько, Журн. невропатол. и психиатр., т. LIV, в. 9, 1954.
 Григорьян Р. А. Изменения условного и безусловного торможения под влиянием алкоголя. Дисс. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л., 1955.
 Купалов П. С., Арх. биол. наук, т. XXV, в. 4—5, 1925.
 Софронов Н. С., Семнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., М.—Л., 1956.
 Стройкова Н. Г., IV конфер. молодых научных работников ИЭМ СССР, Тез. докл., Л., 1956.
 Широкий В. Ф., Тез. докл. на научн. конфер. Мед. инст. им. акад. И. П. Павлова, Рязань, 1953.
 Wolf H. C. and W. Horsley Gantt, Arch. Neurol. a. Psychiatr., v. 33, № 5, 1935.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**РЕЗУЛЬТАТЫ ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ,
ВЫПОЛНЕННЫХ МЕТОДОМ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ**

Г. И. ЦОБКАЛЛО

(Лаборатория фармакологии центральной нервной системы. Заведующий —
Г. И. Цобкалло)

В настоящее время внимание физиологов и врачей все больше привлекает тот раздел фармакологии, в котором рассматриваются вещества, влияющие на функции центральной нервной системы. Это связано с большими успехами в изучении центральной нервной системы, представляющей собой средоточие основных механизмов, через которые опосредованы регуляции функций организма при физиологических, а также при патологических условиях. Возможность направленно вмешиваться в деятельность этих механизмов нервной системы с помощью фармакологических веществ особенно привлекает внимание исследователей. В каждом случае для успешного использования фармакологических веществ необходимо знать, как действует применяемое вещество на центральную нервную систему. Ввиду того что эта сторона действия в отношении многих веществ еще недостаточно изучена, следует считать очень актуальным углубление и расширение экспериментальных исследований по фармакологии центральной нервной системы.

В изучении влияния фармакологических веществ на центральную нервную систему большое значение имеет метод условных рефлексов, дающий возможность точно выяснить, как влияют различные вещества на основные процессы высшей нервной деятельности. Начало этому направлению исследований было положено И. П. Павловым и его учениками (Завадский, 1908; Никифоровский, 1910). В дальнейшем многие исследователи успешно применяли и продолжают применять метод условных рефлексов в фармакологии.

Задачей настоящего сообщения является изложение некоторых результатов исследований нашей лаборатории по фармакологии центральной нервной системы, полученных с помощью метода условных рефлексов. Эти работы выполнялись мной и моими сотрудниками Т. М. Кучеренко, Н. С. Софроновым, М. К. Калининой и работавшим совместно с нами Викт. К. Федоровым. Мы остановились на методе условных рефлексов потому, что он дает наибольшие возможности для изучения влияния фармакологических веществ на процессы, протекающие в больших полушариях головного мозга. В наших исследованиях были использованы разные животные: собаки, кролики и мыши. Опыты ставились на собаках по методике пищевых слюнных условных рефлексов, на мышах — по методике пищевых двигательных условных рефлексов Е. А. Ганике (1935, 1939)

и на кроликах по методике пищевых двигательных условных рефлексов О. В. Малиновского (1952), приспособленной для фармакологических целей (Цобкалло, 1956). Нами изучались вещества с наркотическим действием и вещества с преимущественно стимулирующим действием, аналептики, вызывающие функциональные сдвиги в сторону улучшения основных процессов высшей нервной деятельности — возбуждения и торможения.

Из веществ с наркотическим действием, исследованных нами, необходимо прежде всего отметить алкалоид гармин. В литературе существо-

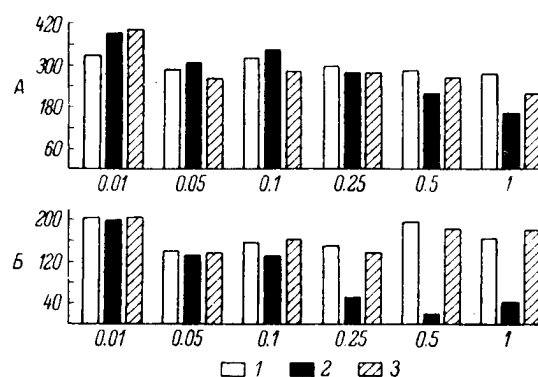


Рис. 1. Изменение условных рефлексов у собак Линза (А) и Булька (Б) при применении промедола.

По вертикали — сумма положительных условных рефлексов (в дел. шк.). 1 — накануне опыта с введением промедола; 2 — в день опыта; 3 — на следующий день. Цифры под столбиками — дозы промедола.

вало мнение, основанное на данных острых опытов, о том, что гармин действует возбуждающим образом на кору головного мозга. Проведенные у нас Н. С. Софроновым и Викт. К. Федоровым ((1953, 1955, 1956) опыты на мышах и на собаках показали, что гармин как в малых, так и в больших дозах действует исключительно угнетающим образом на функции коры головного мозга, ослабляя раздражительный и тормозной процессы и подвижность их. Таким образом, на основании результатов исследования методом условных рефлексов мы могли охарактери-

ризовать гармин как наркотик. Эти выводы имеют значение для клиники, поскольку гармин применяется для лечения паркинсонизма.

Новое обезболивающее вещество промедол, синтез которого был осуществлен И. Н. Назаровым (1952), исследовалось у нас в отношении влияния его на высшую нервную деятельность собак, кроликов и мышей (Цобкалло, Софронов и Федоров, 1955; Софронов, 1956). В этой работе мы имели возможность наблюдать тот факт, что собаки с разными типологическими свойствами нервной системы реагировали неодинаково на одни и те же дозы промедола (рис. 1). Из рис. 1 видно, что от доз промедола 0.01 мг/кг и 0.05 мг/кг условные рефлексы у собаки Линзы (сильного типа нервной системы с некоторым преобладанием процесса возбуждения) повышались, а у собаки Бульки (со средней силой нервных процессов и склонностью к гипнотизации) не изменялись. Доза 0.1 мг/кг у Линзы повышала, а у Бульки понижала условные рефлексы. Наконец, дозы 0.25, 0.5 и 1 мг/кг у Линзы вызвали понижение условных рефлексов, но оно было значительно меньшим, чем у Бульки. Таким образом, из этих опытов отчетливо видны особенности реакции на промедол у собак, различающихся по свойствам нервной системы.

Из других наркотиков наше внимание привлек нарколан (авертин), потому что он по химической структуре является сочетанием этилового алкоголя с бромом. Так как влияние на высшую нервную деятельность этих двух веществ порознь было раньше хорошо изучено, то представляло интерес выяснить, каково будет действие при сочетании их в одной моле-

куле нарколана. Опыты, проведенные Н. С. Софроновым (1955) на собаках, показали, что нарколан усиливает тормозной процесс и при этом подавляется отрицательное влияние алкогольной группы на этот процесс. Для иллюстрации на рис. 2 представлены диаграммы опытов на одной и той же собаке с алкоголем и нарколаном в таких дозах, в которых оба эти вещества вызывали приблизительно одинаковое падение величины положительных условных рефлексов на разные раздражители стереотипа. Из рисунка видно, что нарколан и алкоголь по отношению к рефлексу на дифференцировочный раздражитель—тон резко различались между собой: нарколан уменьшал рефлекс, а алкоголь увеличивал его. Вследствие этого при алкоголе наблюдалась ультрапарадоксальная фаза, чего никогда не отмечалось при действии нарколана. В дальнейших опытах восстановление условных рефлексов до нормы шло после нарколана быстрее, чем после алкоголя.

При изучении влияния нарколана на высшую нервную деятельность четырех собак было показано, что от средних его доз тормозной процесс улучшался при всех видах испытаний (дифференцировка, запаздывание, угашение). В случаях «срывов» высшей нервной деятельности у собак нарколан оказывал хороший терапевтический эффект. Все эти свойства нарколана, являющегося, кроме того, активным снотворным веществом (Софронов, 1952), дали нам основание рекомендовать его в качестве средства для лечения сном (Цобкалло и Софронов, 1955). Снотворная смесь с нарколаном была испытана на больных в клинике Психиатрического сектора Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, причем было установлено, что данная смесь обладает рядом преимуществ по сравнению с другими снотворными средствами.

Таким образом, при изучении влияния нарколана на высшую нервную деятельность у этого наркотика был обнаружен ряд положительных качеств, которые можно было бы объяснить наличием в его составе брома. Вопрос о влиянии на высшую нервную деятельность других органических соединений брома представляет значительный интерес и разрабатывается у нас дальше.

Связь между химической структурой снотворных веществ и влиянием их на высшую нервную деятельность была исследована еще в отношении трех барбитуратов — барбитала, нембутала и тиопентала (Цобкалло и Калинина, 1957). Эти вещества резко различаются между собой по химическому строению, причем барбитал и нембутал являются изомерами, а тиопентал, сходный по строению с нембуталом, отличается от него тем, что ко второму углеродному атому барбитуровой кислоты вместо кислорода присоединена сера.

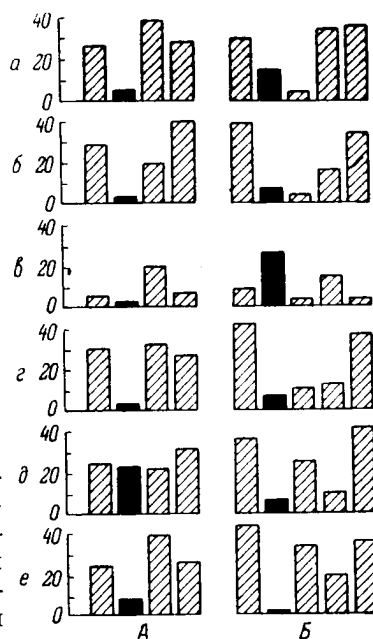


Рис. 2. Изменение условных рефлексов у собаки Булька после применения 100 мг/кг нарколана (А) и 2 г/кг алкоголя (В).

По вертикали — сумма условных рефлексов (в дел. шк.). Заштрихованные столбики — контрольные опыты, черные — опыты в дни введения.

В опытах на кроликах все три барбитурата влияли угнетающим образом на высшую нервную деятельность, как типичные наркотики, причем такое влияние их распространялось в первую очередь на процесс внутреннего торможения. Однако скорость наступления этих нарушений высшей нервной деятельности, а также интенсивность и длительность их при действии этих барбитуратов оказались различными. На рис. 3 представлены кимограммы опытов при введении одному и тому же кролику барбамила, нембутала и тиопентала в дозе 10 мг/кг внутривенно. Как видно из рисунка, от введения барбамила условные рефлексы снизились, но пропали не сразу, а только после применения тормозного раздражителя—зуммера. Затем не было ответных реакций в течение 12 мин., после чего появился первый рефлекс. В отличие от барбамила нембутал действовал более резко. После введения его кролик отреагировал только на один условный раздражитель — звонок, и затем рефлексы пропали на 24 мин. Наконец, тиопентал вызвал эффект еще быстрее. Здесь сразу после введения его рефлексы пропали, но

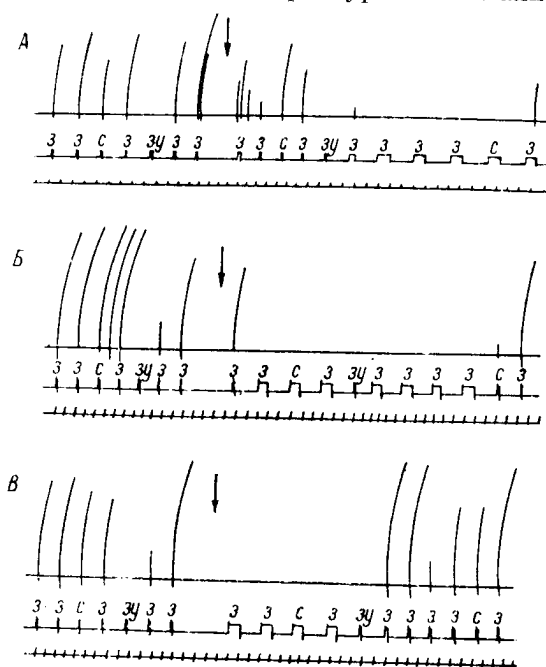


Рис. 3. Опыты на кролике № 87 при введении в ушную вену барбамила (А), нембутала (В) и тиопентала (В) (2%-е растворы в количестве 0,5 мл/кг). Запись при медленном ходе кимографа.

Сверху вниз: регистрация двигательных условных рефлексов; отметка применения условных раздражителей [звонок—(), свет—(с) и зуммер—(зз)]; отметка времени (1 мин.). Стрелками обозначены моменты введения веществ.

нембутале и тиопентале содержится метилбутиловая группа вторичного алкоголя, которой свойственно более сильное наркотическое действие, чем изоамиловой группе первичного алкоголя, содержащейся в барбамиле. Кратковременность эффекта от тиопентала можно поставить в связь с тем, что в состав этого барбитурата входит сера, благодаря чему он быстро разрушается в организме.

В нашей лаборатории Н. С. Софронов и Цобкалло в опытах на пяти собаках изучали влияние барбамила на высшую нервную деятельность при хроническом введении его.¹ В этих опытах было показано, что изменения со стороны условных рефлексов зависели в каждом случае от применяемой дозы барбамила и от особенностей нервной системы собаки.

¹ См. в настоящем томе статью Н. С. Софронова и Цобкалло (стр. 433).

Связь химической структуры веществ с влиянием их на высшую нервную деятельность исследовалась у нас также в отношении стимуляторов нервной системы, в частности кофеина. Природный алкалоид кофеин, являющийся самым широко распространенным возбуждающим нервную систему средством, не лишен недостатков. Поэтому представляло интерес исследовать влияние на высшую нервную деятельность нового производного кофеиновой группы — диэтиламинотетил-кофеина, который был недавно синтезирован советскими химиками Е. С. Головчинской и Е. С. Чамаи (1952).

В опытах на собаках Т. М. Кучеренко (1957а, 1957б) показала, что стимулирующее влияние на условнорефлекторную деятельность у диэтиламинотетил-кофеина значительно более выражено, чем у кофеин-бензоата натрия. На рис. 4 представлены опыты на собаке при действии обоих веществ в одинаковых по содержанию пурина дозах. Из приведенных кривых видно, что эффект от диэтиламинотетил-кофеина был сильнее и продолжительнее, чем от кофеин-бензоата натрия.

При сравнительном изучении действия обоих веществ в постепенно возрастающих дозах оказалось, что диэтиламинотетил-кофеин не только более активен, но и менее токсичен, чем кофеин-бензоат натрия. Падение условных рефлексов и отказ от корма при больших дозах диэтиламинотетил-кофеина было менее выражено и наблюдалось реже, чем при соответствующих дозах кофеин-бензоата натрия.

Таким образом, было установлено, что благодаря введению в молекулу кофеина группы диэтиламинотетила получилось вещество, обладающее рядом преимуществ по сравнению с исходным алкалоидом в отношении влияния на процессы высшей нервной деятельности.

К вопросу о влиянии новокаина на высшую нервную деятельность мы подошли в связи с тем, что наша лаборатория занималась изучением резорбтивного действия его (Кучеренко и Цобкалло, 1953; Кучеренко, 1954; Цобкалло и Кучеренко, 1954). При исследовании действия новокаина на центральную нервную систему возник вопрос о том, как под влиянием его изменяются функции коры головного мозга. Опыты, поставленные Т. М. Кучеренко (1956а) на собаках, показали, что от подкожного введения новокаина даже в такой небольшой дозе, как 1 мг/кг, наблюдалось отчетливое увеличение условных рефлексов. В дозе 5 мг/кг новокаин вызывал повышение условных рефлексов только у собаки сильного типа нервной системы, а у собак слабого типа нервной системы — понижение условных рефлексов. По-видимому, снижение условных рефлексов при этой дозе новокаина у слабых собак было связано с развитием запредельного торможения. Последнее еще резче сказывалось при дозах новокаина 10 и 20 мг/кг, от которых у всех собак наступало снижение условных рефлексов. На диаграммах рис. 5 представлены изменения условных рефлексов под влиянием новокаина в дозах 2 и 20 мг/кг у трех собак, с различными свойствами нервной системы. Из них собака Муфта была слабого

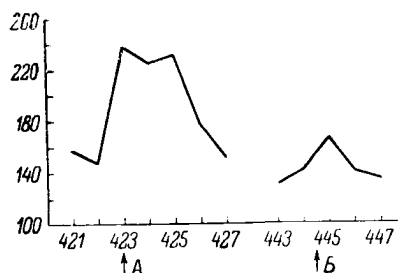


Рис. 4. Изменения условного рефлекса у собаки Гибра после подкожного введения 5 мг/кг диэтиламинотетил-кофеина (А) и 8.5 мг/кг кофеин-бензоата натрия (Б).

По оси абсцисс — номера опытов; по оси ординат — слюноотделение (в дел. шк.). Стрелками обозначены моменты введения веществ.

типа, собака Азот — сильная вариация слабого типа и собака Гибра — сильного типа. В приведенных на рисунке опытах следует отметить ту особенность, что изменения со стороны условных рефлексов от однократного введения небольших доз новокаина могли держаться в течение нескольких последующих дней (у Азота и Гибры после 2 мг/кг, у Муфты после 20 мг/кг). Длительное последствие от новокаина было тем более интересным, что новокаин является веществом, быстро расщепляющимся в организме на свои составные части — парааминобензойную кислоту и

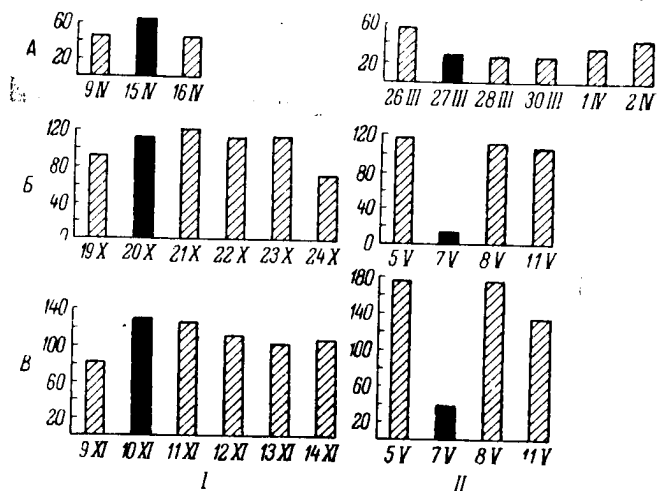


Рис. 5. Изменения суммы положительных условных рефлексов у собак Муфта (А), Азот (В), Гибра (В) после введений новокаина под кожу в дозах — 2 мг/кг (I) и 20 мг/кг (II).

По оси абсцисс — даты опытов; по оси ординат — сумма условных рефлексов (в дел. шк.). Заштрихованные столбцы — опыты в контрольные дни, черные — то же в дни введений новокаина.

диэтиламиноэтанол. Представлялось важным поэтому исследовать влияние на высшую нервную деятельность этих структурных составных частей новокаина. Опыты, проведенные Т. М. Кучеренко (1957а, 1957б) на собаках, показали, что от парааминобензойной кислоты наступает увеличение условных рефлексов, а от диэтиламиноэтанола — угнетение их. Однако при сравнении влияния на условные рефлексы данных веществ с влиянием новокаина оказалось, что они значительно менее активны, чем новокаин. Одновременным введением парааминобензойной кислоты и диэтиламиноэтанола не удалось воспроизвести таких изменений в условнорефлекторной деятельности, которые наступали от соответствующей по содержанию этих веществ дозы новокаина. Таким образом, данные опыты с несомненностью показали, что изменения условных рефлексов от новокаина были связаны с действием нерасщепленной молекулы его.

Метод условных рефлексов нашел применение для выяснения фармакодинамики такого загадочного по своему влиянию на организм лекарственного вещества, как корень женьшеня. Изучение действия его этим методом было начато недавно несколькими исследователями (Беленький, 1955; Брехман, 1955; Ефимова, Глебова и Орлова, 1955; Фруентов, 1955). Данный вопрос, однако, оставался недостаточно разработанным, ввиду чего у нас Т. М. Кучеренко (1956б) была проведена большая работа на

собаках с применением женьшеня. После выяснения влияния женьшеня на высшую нервную деятельность при однократных применениях были поставлены опыты с хроническим введением его. В этих опытах женьшень давался пяти собакам систематически в течение многих дней, подобно тому как он дается людям при проведении курса лечения. Таким путем было выяснено, в каких дозах и в течение какого времени женьшень стимулирует условно-рефлекторную деятельность и когда не оказывает влияния. Для иллюстрации результатов опытов с длительным введением женьшеня собаке может служить рис. 6. Из рисунка видно, что с первого дня применения женьшеня началось повышение условных реф-

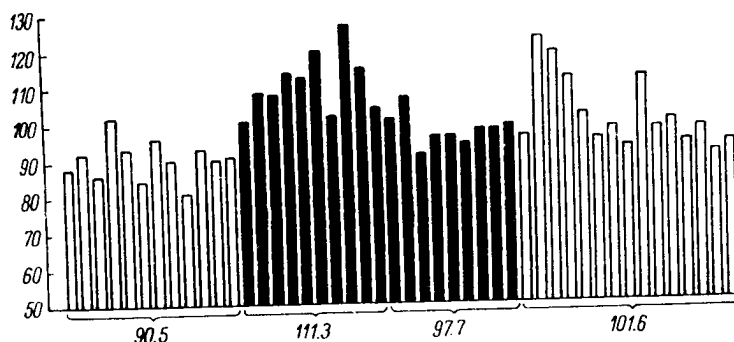


Рис. 6. Изменение условных рефлексов у собаки Опал после приема 10 мг/кг экстракта корня женьшеня (per os).

По вертикали — слюноотделение (в дел. шк.). Белые столбики — контрольные опыты, черные — опыты в дни применения женьшеня. Нижний ряд цифр — средние величины суммы положительных условных рефлексов в различные периоды исследования.

флексов, которое затем нарастало до середины курса введений его. В дальнейшем, несмотря на продолжающийся прием женьшеня, этот стимулирующий эффект резко уменьшился. Как показали наши опыты, причиной таких изменений в реакции на женьшень была кумуляция его в организме при длительном введении в дозе 10 мг/кг.

Специальными испытаниями в опытах на собаках у нас было показано, что стимулирующий эффект женьшеня на высшую нервную деятельность связан с усилением раздражительного и тормозного процессов. С этими данными относительно влияния женьшеня на деятельность нервной системы можно поставить в связь благоприятное действие его при лечении заболеваний различных органов, так как большие полушария являются высшим регулятором трофики всех органов и тканей.

Заключение

После приведения некоторых примеров из наших работ по изучению действия фармакологических веществ с помощью метода условных рефлексов необходимо сделать общее заключение об этом направлении в фармакологии центральной нервной системы.

Здесь главное значение метода условных рефлексов состоит в том, что при исследовании влияния лекарственных веществ на процессы возбуждения и торможения в высших отделах мозга мы получаем правильные представления об изменениях его деятельности. В связи с этим необходимо упомянуть о применении некоторыми зарубежными фармакологами

бихевиористических и психо-фармакологических методов при изучении действия лекарственных веществ на животных. Очевидно, что такими методами не может быть выяснен механизм действия лекарственных веществ на нервную систему, так как при этом не рассматривается влияние их на течение основных физиологических процессов в головном мозгу.

Кроме вышеуказанного основного значения для исследования действия лекарственных веществ на центральную нервную систему, этот метод может принести большую пользу для изучения некоторых специальных вопросов фармакологии. Так, например, из вышеприведенных данных видно, что вопрос о связи между химической структурой веществ и их фармакологической активностью можно с успехом изучать, пользуясь методом условных рефлексов. К такому трудному вопросу фармакологии, как различия в индивидуальной чувствительности к лекарственным веществам, мы в нашей работе могли подойти на основе исследования особенностей нервной системы у подопытных животных. В частности, роль типа нервной системы в реакции на фармакологические вещества у собак была установлена при изучении влияния на высшую нервную деятельность промедола, нарколана, барбамила, диэтиламинметил-кофеина и новокаина. При этом во всех случаях у собак слабого типа нервной системы угнетение условнорефлекторной деятельности наступало от меньших доз лекарственных веществ и держалось дольше, чем у собак сильного типа нервной системы.

В наших исследованиях мы могли убедиться в том, что метод условных рефлексов открывает перед фармакологами большие перспективы в изучении изменений реакции на лекарственные вещества у одного и того же индивидуума, если эти вещества вводятся повторно в течение длительного времени. Так, например, наблюдалось ослабление влияния на условные рефлексы при повторных введениях гармина в опытах на мышах (Софронов и Федоров, 1956) и промедола в опытах на кроликах и на мышах (Цобкалло, Софронов, Федоров, 1955). Таким образом, пользуясь методом условных рефлексов, можно было исследовать то явление, которое известно в фармакологии под названием привыкания к лекарственным веществам. Изменения реакции на лекарственное вещество в результате его кумуляции наблюдались при исследовании влияния на высшую нервную деятельность малых доз женьшеня (Кучеренко, 1956).

При повторных введениях кроликам некоторых лекарственных веществ нам удавалось в дальнейшем воспроизводить вызываемый ими эффект условнорефлекторно, только от процедуры впрыскивания физиологического раствора без лекарственного вещества. Особенно отчетливо это получалось в опытах при изучении влияния на высшую нервную деятельность кроликов промедола (Цобкалло, Софронов и Федоров, 1955) и барбитуратов.

Вопросы, затронутые в нашей работе, а именно, связь между химической структурой веществ и их фармакологической активностью, неодинаковая чувствительность к лекарственным веществам у разных индивидуумов, изменения реакций на лекарственные вещества у одного и того же индивидуума вследствие явлений привыкания, кумуляции и образования условного рефлекса на процедуру введения лекарственных веществ — все это очень важные вопросы фармакологии. Применение метода условных рефлексов может способствовать дальнейшей разработке их, потому что при этом методе легче удастся подметить в действии лекарственных веществ такие стороны, которые при других методах исследования очень трудно обнаруживаются.

Таким образом, использование метода условных рефлексов при изучении действия лекарственных веществ на центральную нервную систему представляет собой очень перспективное направление в современной фармакологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Беленький Е. Е., сб. «Материалы к изучению женьшеня и лимонника», в. 2, М.—Л., 1955.
- Брежман И. И., сб. «Материалы к изучению женьшеня и лимонника», в. 2, 1955.
- Ганике Е. А., Физиол. журн. СССР, т. XIX, № 6, 1935.
- Ганике Е. А., Физиол. журн. СССР, т. XXVII, № 4, 1939.
- Головчинская Е. С. и Е. С. Чаман, Журн. общ. химии, т. XXII (LXXXIV), в. 3, 1952.
- Ефимова В. Е., Н. Ф. Глебова и М. И. Орлова, Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 5, 1955.
- Завадский И. В., Тр. Общ. русск. врачей в СПб., год 75-й, март—апр.—май, 1908.
- Кучеренко Т. М., Фармакол. и токсикол., т. XVII, № 1, 1954.
- Кучеренко Т. М., Фармакол. и токсикол., т. XIX, № 2, 1956а.
- Кучеренко Т. М., Семнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. докл., М.—Л., 1956б.
- Кучеренко Т. М., Фармакол. и токсикол., т. XX, № 6, 1957а.
- Кучеренко Т. М., Научн. конфер., посвящ. 40-й годовщ. Великой Окт. соц. революции, Тез. докл., Л., 1957б.
- Кучеренко Т. М. и Г. И. Цобкалло, Фармакол. и токсикол., т. XVI, № 5, 1953.
- Малиновский О. В., Физиол. журн. СССР, т. XXXVIII, № 5, 1952.
- Назаров И. Н. Цит. по: Б. И. Легостаев, Фармакол. и токсикол., т. XV, № 4, 1952.
- Никифоровский П. М. Фармакология условных рефлексов как метод для их изучения. Дисс. СПб., 1910.
- Софронов Н. С., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. I, 1952.
- Софронов Н. С., Журн. высш. нервн. деят., т. V, в. 4, 1955.
- Софронов Н. С., Фармакол. и токсикол., т. XIX, № 5, 1956.
- Софронов Н. С. и Викт. К. Федоров, Шестнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез и рефер. докл., М.—Л., 1953.
- Софронов Н. С. и Викт. К. Федоров, Фармакол. и токсикол., т. XVIII, № 3, 1955.
- Софронов Н. С. и Викт. К. Федоров, Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. V, 1956.
- Фруентов Н. К., сб. «Материалы к изучению женьшеня и лимонника», в. 2, 1955.
- Цобкалло Г. И., Журн. высш. нервн. деят., т. VI, в. 6, 1956.
- Цобкалло Г. И. и М. К. Калинин, Научн. конфер. по вопр. экспер. патофизиол. и терапии высш. нервн. деят. животных, Тезисы, М., 1957.
- Цобкалло Г. И. и Т. М. Кучеренко, Фармакол. и токсикол., т. XVII, № 6, 1954.
- Цобкалло Г. И. и Н. С. Софронов, Совещ. по пробл. торможения и лечения сном, Тез. докл., Тарту, 1955.
- Цобкалло Г. И., Н. С. Софронов, В. К. Федоров, VIII Всесоюз. съезд физиол., биохим., фармакол., Тез. докл., М., 1955.

В О П Р О С Ы
КЛИНИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**СОДЕРЖАНИЕ РИБОФЛАВИНА В КРОВИ
У НЕКОТОРЫХ ГРУПП БОЛЬНЫХ НЕВРОЗАМИ И ПСИХОЗАМИ**

А. С. БЕЗУГЛАЯ

(Группа по изучению вопросов биохимии питания. Руководитель — А. М. Петрунькина)

Среди изучаемых в настоящее время витаминов наименее (с терапевтической точки зрения) изученным является витамин В₂ (рибофлавин).

Роль рибофлавина в жизнедеятельности организма чрезвычайно велика. Он находится в каждой клетке животных и растительных тканей. В этих последних, а также в некоторых микроорганизмах и происходит его синтез. Организм животных и человека лишен способности синтезировать рибофлавин, и потребность в нем может быть удовлетворена только за счет поступления его с пищей и отчасти за счет синтеза кишечными микробами. Потребность человека в рибофлавине меняется в зависимости от возраста и физиологического состояния организма. При недостатке его возникает ряд симптомов, более или менее однотипных у различных видов позвоночных. Это — задержка роста у молодых животных, падение температуры тела, падение интенсивности тканевого дыхания и обмена веществ в целом, поражения со стороны кожи и глаз, а также явления нарушений со стороны нервной системы. У собак, содержащихся на пище, лишенной рибофлавина, отмечалась шаткая походка, парез задних конечностей, адинамия, полукоматозное состояние, затем коллапс, глубокая кома с судорогами, рвотой, с резким падением температуры. Смерть наступала через один-два часа после начала коллапса. У крыс наблюдалось нарушение координации движений, ослабление преимущественно задних конечностей, прогрессирующее до пареза с атаксией, кахексия. Развитие всех этих явлений предотвращается приемом 2—15 мг рибофлавина. В. В. Ефремов (1951) предполагает, что в патогенезе некоторых комбинированных подострых склерозов нервной системы участвует рибофлавиновая недостаточность. Недостаточность рибофлавина вторично наслаивается при хронической пеллагре, и этим объясняют неуспех при лечении последней одной никотиновой кислотой и успех при лечении концентратами дрожжей и печени, богатыми рибофлавином.

Гипорибофлавиноз, согласно Ашкинази (Aschkenasy-Lelu, 1951), проявляется нервно-кожным синдромом, повреждением кожи и слизистых, поражением роговицы, расстройством координации движений, сопровождающимися психическими нарушениями (апатией, чувством недомогания, повышенной эмоциональностью).

Наше внимание рибофлавину привлек по двум причинам. Во-первых, потому, что содержание его в пище часто недостаточно, и это легко может

привести к дефициту рибофлавина. По подсчетам М. Н. Каллиниковой (1956), обычная пища по своему составу часто бывает бедна рибофлавином (0.5—0.7 мг в сутки) и едва покрывает одну треть принятой, по литературным данным, средней дневной потребности для взрослого. Во-вторых, он является членом той группы витаминов, колоссальное значение которых для нервной системы является бесспорным, а между тем обмен рибофлавина при нервных заболеваниях совершенно не изучен.

Ввиду отсутствия данных по обмену рибофлавина у больных психозами и невротами мы в нашем первом исследовании определяли содержание этого витамина в крови больных, страдающих самыми различными видами этих заболеваний. Значительно позже, когда эта работа была уже оформлена, появилась ссылка на работу Керппола (Kerppola, 1957), где тоже приводятся данные по содержанию рибофлавина в крови при некоторых заболеваниях нервной системы. Он нашел понижение содержания эстерифицированного рибофлавина при шизофрении, нейроциркуляторной астении и рассеянном склерозе. Среднее содержание общего рибофлавина, по его данным, не снижено.

В нашем исследовании определялся общий рибофлавин люмифлавиновым способом, как он описан М. Л. Петрунькиным и А. М. Петрунькиной (1951). Методика эта была проверена на полноту определения прибавленного к крови рибофлавина М. Н. Каллиниковой. Она находила весь прибавленный ею к крови рибофлавин. На высокую точность и специфичность люмифлавинового метода указывает и ряд других, по преимуществу иностранных, авторов (Fujita a. Matsuura, 1951; Jansen, 1955, и др.).

В нашей работе мы предпочли определение рибофлавина в крови определению его в моче, так как суточное собирание мочи у некоторых больных нервными, а особенно психическими заболеваниями затруднительно, и далеко не всегда можно быть уверенным, что собрана действи-

ТАБЛИЦА 1

Распределение испытуемых по уровню рибофлавина в крови

Испытуемые	Общее число испытуемых	Содержание общего рибофлавина в крови испытуемых (в %)													
		следы	4	5	6	7.5	8	9	10	12	13	14	15	20	30
Здоровые . . .	30	1	4	7	—	—	1	—	8	1	2	2	5	2	1
Неврозы . . .	67	8	14	25	1	9	1	—	7	—	—	—	1	1	—
неврастения	35	5	7	13	—	5	—	—	3	—	—	—	1	1	—
истерия . . .	13	1	3	5	—	1	1	—	2	—	—	—	—	—	—
прочие неврозы . . .	19	2	4	7	1	3	—	—	2	—	—	—	—	—	—
Психозы . . .	61	6	5	14	2	7	3	5	12	3	—	2	2	—	—
инфекционные психозы . . .	29	5	2	4	1	3	3	2	8	1	—	—	—	—	—
прочие психические заболевания	32	1	3	10	1	4	—	3	4	2	—	2	2	—	—
Органические заболевания нервной системы . . .	12	—	3	7	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—

тельно вся суточная моча. При исследовании же крови, которую мы сами берем и немедленно начинаем обрабатывать, таким сомнениям нет места.

Всего было обследовано 30 человек здоровых и 140 больных. Полученные результаты представлены в табл. 1 и 2.

Если высчитать, какой процент от всех полученных цифр приходится в каждой группе обследованных на очень низкие, ниже 5%, цифры и какой процент на цифры в 10% и выше, то оказывается, что среди здоровых имеется 17% случаев, когда содержание рибофлавина ниже 5%, а 10% и выше — в 56.7% всех случаев. У психических больных соответственно 18% всех цифр ниже 5% и 31% — 10% и выше. В то же время у больных невротиков ниже 5% приходится на 32% всех определений, а 10% и выше было найдено только в 13% всех случаев. Следовательно, несомненно, группа невротиков выделяется особенно низким средним содержанием рибофлавина в крови.

Мы подвергли наш материал статистической обработке, результаты которой приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Содержание общего рибофлавина в крови у здоровых и больных

Испытуемые	Число обследованных (n)	Среднее содержание рибофлавина в % (M)	Среднее квадратическое отклонение (σ)	Средний опшибка (m)	Критерий достоверности различия содержания рибофлавина у здоровых и испытуемых больных (t)	Вероятность различия в % (P)
Здоровые	30	9.88	6.31	1.15	—	—
Неврастения	35	5.59	4.03	0.68	3.21	99.8
Истерия	13	5.58	2.72	0.76	3.13	99.2
Прочие неврозы	19	5.24	2.61	0.60	3.58	99.8
Органические заболевания нервной системы	12	5.83	2.76	0.80	2.89	98.4
Инфекционные психозы	29	6.66	3.37	0.69	2.47	98.7
Прочие психозы	32	7.72	3.31	0.59	1.68	90.5

Барч, Бесси и Лоури (Burch, Bessey a. Lowry, 1948) нашли своим методом общее содержание рибофлавина в крови хорошо питавшегося человека равным 12.2%. 10—12% находил Гуревич (Gourevitch, 1948) в крови коров, а в крови свиней — 20—42%. Мерри и другие (Murray a. oth., 1946) находили в крови крыс 10—20%. Керппола в уже упомянутой работе приводит для здоровых цифры в 6.88%. Наше среднее для здоровых лежит немного ниже цифр Барч и других и выше цифр Керппола. Работа Бесси и др. (Bessey, Horwitt a. Love, 1956) показала, что содержание рибофлавина в крови является отражением содержания его в пище; у людей, длительное время получающих 0.55 мг рибофлавина в день, содержание его в эритроцитах падает до 10—13%. Так как эритроциты составляют около половины крови, а содержание рибофлавина в плазме крови очень мало, то, следовательно, общее содержание его в цельной крови, по данным этих авторов, должно быть близким к данным Керппола.

Наши исследования с несомненностью указывают на то, что содержание общего рибофлавина при психозах, а особенно при неврозах значи-

тельно понижено против такового у здоровых, составляя в первом случае 73% в среднем от найденных у здоровых величин, а во втором всего 55% от тех же величин. Достоверность этого различия, вычисленная по таблицам Фишера, оказалась очень высокой для больных неврозами и для больных инфекционными психозами и менее высокой для больных другими психозами. Правда, группа больных прочими психозами представляет собой очень пеструю, сборную группу, разбить которую на отдельные подгруппы мы не могли ввиду малого числа случаев. В нее входили 8 психозов, 6 человек с маниакально-депрессивным психозом, 5 больных инволюционным психозом, 4 человека с органическим поражением головного мозга, и др. Но и более однородная группа больных инфекционными психозами (по преимуществу ревматического происхождения) тоже обнаружила меньшее понижение среднего содержания рибофлавина, чем группа больных неврозами.

Одной из причин низкого содержания рибофлавина в крови у обследованных больных, несомненно, является предшествовавшее неправильное питание. При беседе с больным часто выясняется, что он злоупотреблял сладким, что молоко и мясо, а нередко и овощи употреблялись мало, ввиду плохого аппетита и нежелания тратить на приготовление пищи лишнее время. Цитированная уже работа Бесси и других с полной очевидностью показала влияние недостатка рибофлавина в пище на содержание его в крови.

Выводы

1. При неврастении, истерии и прочих неврозах найдено статистически достоверное понижение содержания рибофлавина в крови.
2. Почти достоверно и понижение содержания рибофлавина в крови при инфекционных психозах и при органических поражениях нервной системы. Для группы, включающей прочие психозы, имеющееся понижение гораздо менее достоверно.
3. Причиной понижения содержания рибофлавина в крови у обследованных больных мы считаем предшествовавшее питание бедной как этим, так и другими витаминами пищей.

ЛИТЕРАТУРА

- Ефремов В. В., Повести медик., в. 22, «Новое в питании здорового и больного человека», Изд. АМН СССР, М., 1951.
- Каллиникова М. Н., сб. «Возрастная биохимия», в. второй, Медгиз, Л., 1956.
- Петрунькин М. Л. и А. М. Петрунькина. Практическая биохимия. Медгиз, Л., 1951.
- Aschkenasy-Lelut P., L'encéphale, t. XL, № 4, 1951.
- Bessey O. A., M. K. Horwitt and R. H. Love, Journ. Nutrition, v. 58, № 3, 1956.
- Burch H. B., O. A. Bessey and O. H. Lowry, Journ. Biol. Chem., v. 175, № 1, 1948.
- Fujita A. and K. Matsuura, Nutrit. Abstr. a. Rev., v. 21, № 2, № 1737, 1951.
- Gourevitch N., Journ. de physiol., t. 40, 1948.
- Jansen A. P., Nutrit. Abstr. a. Rev., v. 25, № 3, № 3508, 1955.
- Kerppola W., Acta med. Scand., v. CLIII (153), f. 1, 1955. Цит. по: Реферат. журн. «Химия» (Биол. химия, реферат № 18198), № 16, 1957.
- Murray A. Z., L. M. Greenstein and H. C. Sherman, Journ. Biol. Chem., v. 165, № 1, 1946.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

НАРУШЕНИЕ ДЫХАТЕЛЬНОГО РИТМА У БОЛЬНЫХ НЕВРОЗАМИ

М. А. ЖИЛИНСКАЯ

(Сектор неврозов и органических заболеваний нервной системы. Заведующая —
Н. А. Крышова)

Работами Н. А. Мисковского (1885), М. Н. Жуковского (1898), В. М. Бехтерева (1903—1907), В. Я. Данилевского (1913—1915) и других показано влияние коры больших полушарий головного мозга на характер дыхания человека.

Большой вклад в изучение проблемы дыхания сделан советскими физиологами (Смирнов, 1936; Быков, 1947; Маршак, 1951; Сергиевский, 1951, и др.). Работы К. М. Быкова и его сотрудников, посвященные изучению взаимодействия между корой головного мозга и внутренними органами, способствовали более правильному пониманию клинических проявлений целого ряда внутренних болезней, а также неврозов с разнообразными кортико-висцеральными нарушениями.

Цель нашей работы состояла в изучении нарушения ритма дыхания в зависимости от состояния высшей нервной деятельности и типологических особенностей у больных неврозами.

Было обследовано 40 больных, из них 21 человек с диагнозом неврастении и 19 — с диагнозом истерии. По возрастным группам эти больные распределялись следующим образом:

В возрасте	19—30 лет	7 человек
»	31—40 »	25 »
» старше 40	»	8 »

Заболевание неврозом возникло у них в связи с перенесенными психотравмами, напряженной работой, связанной с волнениями, у 18 больных имели место перенесенные в прошлом соматические заболевания, ослабившие их и тем способствовавшие развитию невроза (желудочно-кишечные заболевания, малярия, холецистит, гриппы и др.). При клиническом обследовании нарушений органического характера как внутренних органов, так и анимальной нервной системы не обнаружено. На электрокардиограмме у 11 больных отмечены умеренные мышечные изменения.

В клинической картине невроза нарушения дыхания возникли у большинства больных на фоне уже развившегося невроза. Другими жалобами у больных являлись разнообразные неприятные ощущения в области сердца, головные боли, нарушение сна, подавленное настроение, страх смерти, связанный с нарушением дыхания (32 человека).

Нарушение дыхания у больных выражалось в ощущениях недостатка воздуха, затруднении вдоха или выдоха, учащении или урежении дыхательных движений, одышке и зевоте, носящей насильственный характер.

Объективными показателями изменения ритма дыхания являлись: характер пневмограммы, частота дыхания в минуту, время задержки дыхания после максимального вдоха или выдоха, спирометрия и опреде-

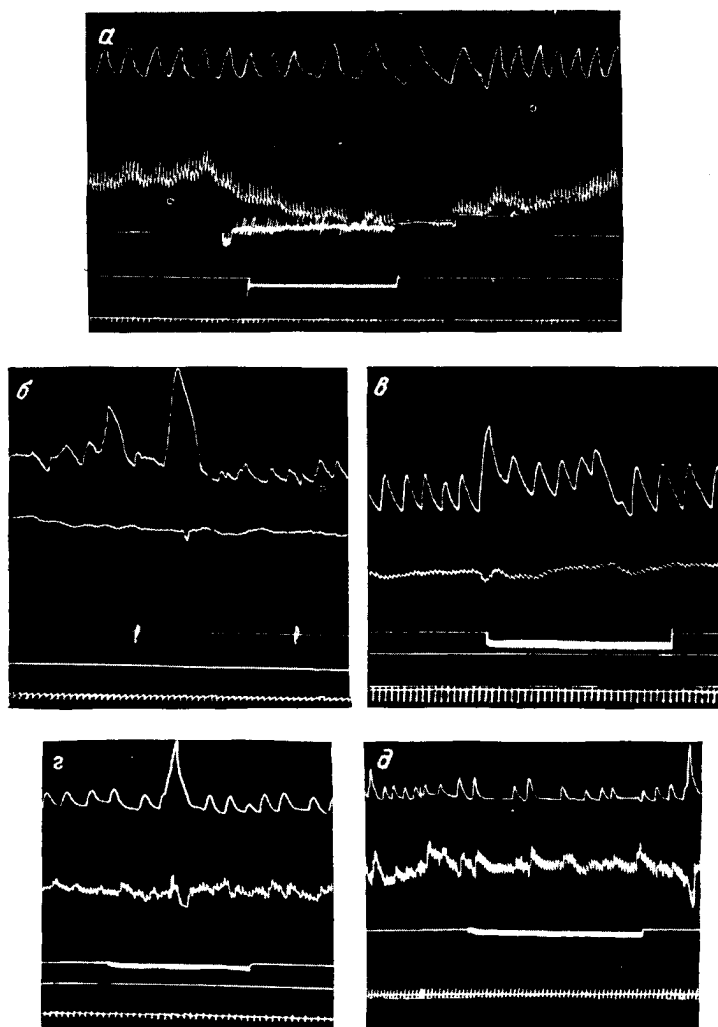


Рис. 1. Реакции дыхания больного Т.

Сверху вниз: дыхание; плетизмограмма; отметка условного раздражителя (М-120 в течение 15 сек.); отметка безусловного раздражителя; отметка времени (1 сек.). Раздражители: а — холод, б — свет, в — звонок, г — показ яблока, д — решение задачи.

ление экскурсии грудной клетки (разницы между вдохом и выдохом, выраженной в сантиметрах). При этом выявлены следующие формы, характерные для больных: 1) дыхание аритмичное с периодическими глубокими вздохами (24—30 дыханий в 1 мин.) — 6 больных; 2) неправильный ритм дыхания с периодами апноэ до 6—10 сек. (5—10 дыханий в 1 мин.) — 5 больных; 3) дыхание волнообразное с периодическими глубокими вздо-

хами (20—27 дыханий в мин.) — 7 больных; 4) дыхание неправильное учащенное (до 40 дыханий в 1 мин.) — 12 больных; 5) правильное волнообразное дыхание (14—20 дыханий в 1 мин.) — 10 больных. Учащение дыхания выше нормы (24—40 дыханий в 1 мин.) и урежение дыхания (5—12 дыханий в 1 мин.) наблюдалось у 30 больных истерией и неврастениями, относившихся к слабому типу высшей нервной деятельности

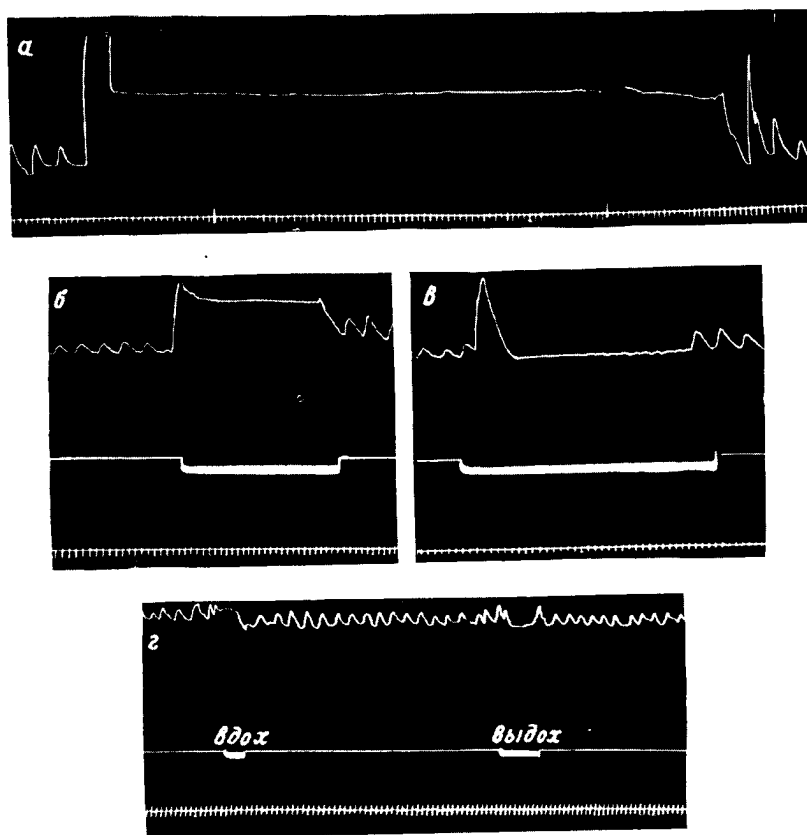


Рис. 2. Задержка дыхания на вдохе и выдохе.

а — в норме (от 40 сек. до 1.5 мин.), б — на вдохе (25 сек.), в — на выдохе (27 сек.) у больного неврастения М. (сильный тип нервной системы); г — задержка дыхания на вдохе (6 сек.) и выдохе (9 сек.) у больной истерией Ц. (слабый тип нервной системы). Сверху вниз: дыхание; отметка задержки вдоха и выдоха (б, в, г); отметка времени (1 сек.).

и сильному варианту слабого типа. Нормальная частота дыхания — 16—20 дыханий в 1 мин. — отмечена у 10 больных неврастениями, относившихся к сильному типу высшей нервной деятельности. Следует отметить значительную возбудимость дыхательного аппарата у больных на все применяемые раздражители (рис. 1, а, б, в, г). При умственном напряжении (решение в уме задачи) дыхание было аритмичным с задержками на выдохе (рис. 1, д). Изменения ритма дыхания подобного характера при действии раздражителей наблюдались у всех больных.

После максимального вдоха время задержки дыхания у 35 больных снижалось до 5—20 сек. (норма 40—50 сек., рис. 2). При пробе с опре-

делением времени задержки дыхания после выдоха отмечено также снижение времени до 10—15 сек. (при норме 20—25 сек.). Снижены также данные экскурсии грудной клетки у большинства больных от 2 до 3 см. Спирометрия, позволяющая судить об объеме легочной вентиляции и глубине дыхания, также показывала нарушение дыхания у большинства больных. Показатели спирометрии были снижены у 27 больных до 2200—1900 см³. Все эти данные характеризуют не только функциональное состояние дыхательного аппарата, но и состояние кровообращения.

С целью измерения степени насыщения кислородом крови больных применялся оксигеометр Е. М. Крепса (1952) и определялось содержание гемоглобина в крови (до лечения, в процессе его и после). Небольшое снижение отмечено у 8 больных (93—94%). Снижение содержания гемоглобина в крови наблюдалось у 23 больных (56—64%). Эти данные показывают, что нарушения дыхания в свою очередь вызывают нарушения кислородного обмена в той или иной степени. Сахарная кривая, один из фрагментов углеводного обмена, у больных истерией характеризуется быстрым подъемом (на 30-й сек.) и медленным спуском, не доходящим к 3 часам исследования до исходных цифр, что может указывать на нарушение углеводного обмена у этой группы больных.

Следует отметить у большинства больных нарушение вегетативных функций с преобладанием влияния парасимпатической иннервации. У 27 больных отмечены резко положительные и отрицательные реакции при исследовании глазо-сердечного рефлекса и орто-клинистической пробы. У 12 больных наблюдались нарушения терморегуляции, потоотделения. Кровяное давление понижено до 90/40—100/70 у 19 больных, у остальных больных — в пределах нормы.

Тип высшей нервной деятельности изучался анамнестически по определенной схеме (Бирман, 1951) и дополнялся сведениями, полученными с работы больного и от его родственников.

Из всего числа больных неврастенией 10 относились к сильному типу высшей нервной деятельности и 11 — к сильному варианту слабого типа. 13 больных истерией с преимущественно выраженной первой сигнальной системой принадлежали к слабому типу, остальные 6 относились к сильному варианту слабого типа. У всех больных отмечено ослабление в той или иной степени тормозного процесса при разных типологических особенностях высшей нервной деятельности.

При изучении в клинике наличного состояния высшей нервной деятельности путем наблюдения поведения больных, а также при помощи условнорефлекторных методик (плетизмографии, мигательной и ассоциативного эксперимента) обнаружены нарушения, свидетельствующие об ослаблении высшей нервной деятельности. Данные, полученные при помощи ассоциативного эксперимента, не обнаруживают у больных неврастенией сильного типа существенных отклонений от нормы. У больных истерией и неврастенией слабого типа и сильной вариации слабого типа латентный период ответа удлиннен (2—19 сек.). Повторные слова, многословные ответы, отказ отвечать и нарушение репродукции также чаще встречаются у больных слабого типа (от 3 до 14 слов в эксперименте, состоящем из 25 слов). Эти данные указывают на ослабление возбудительного процесса, нарушение его подвижности, на наличие внешнего и последовательного торможения.

При исследовании сосудистых реакций методикой плетизмографии в качестве раздражителей применялись звонок, свет, метроном, холод

+4° и +6°. Исходный фон плетизмограммы у 14 больных был ровным, у 26 — волнообразным, осложненным дыхательными движениями. Отмечались слабо выраженные сосудистые реакции на применяемые раздражители, а у 4 больных истерией они отсутствовали вообще. Угашение сосудистой реакции на раздражитель происходило на 15—17-м применении (33 человека) и на 4—5-м применении (7 человек). Образование услов-

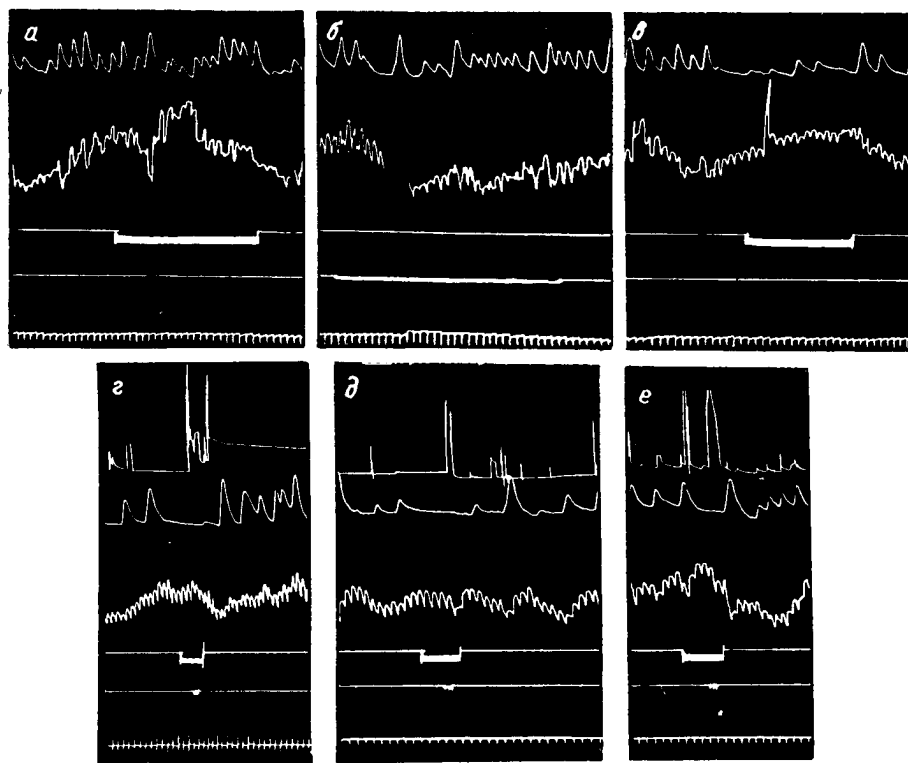


Рис. 3. Условные и безусловные реакции у больной Г—ой, 40 лет, слабого типа высшей нервной деятельности (диагноз: истерия).

а — на звонок, б — на холод, в — при умственном напряжении, г — на 12-м, д — на 87-м, е — на 95-м применениях звонка. На г, д и е верхняя кривая — запись мигательного рефлекса. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ных сосудистых рефлексов было затруднено у больных неврастений сильного типа и у больных неврастений и истерией сильного варианта слабого типа (на 15—27-м применении раздражителя). У больных истерией слабого типа условные сосудистые рефлексы были слабо выражены, с трудом образовывались или совсем не были получены, несмотря на многократное применение раздражителя (до 35 раз). Угашение условного сосудистого рефлекса было достигнуто на 10—20-м применении раздражителя. Сосудистые условные рефлексы были часто заторможены. После того как образованные сосудистые рефлексы были угашены, у больных вырабатывались мигательные рефлексы. Мигательные условные рефлексы у больных неврастений сильного типа получены при 8—20-м применении условного раздражителя, дифференцировка к ним — на 2—12-м

применении. Мигательные рефлексy характеризовались длительным частым миганием после окончания действия раздражителя.

Для иллюстрации образования рефлексy у больных приводим рис. 3. Как видно из рис. 3, а (исследование 13 V 1957), в ответ на применение звонка дыхательная реакция аритмична, а сосудистая — извращена. На применение холодого раздражителя отмечена выраженная дыха-

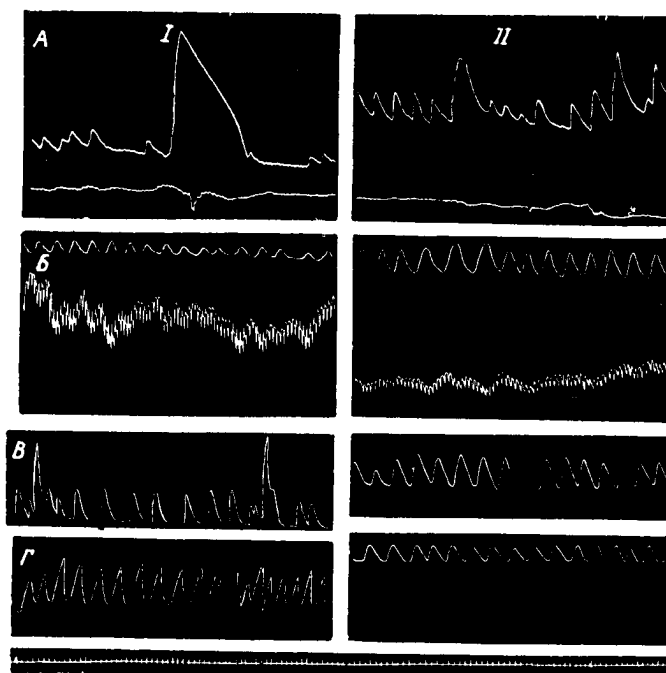


Рис. 4. Запись дыхания до (I) и после (II) лечения.

А — больной И., Б — больной И., В — больной Б., Г — больная У. Для А и Б — запись дыхания, плетизмограмма; В и Г — запись дыхания. Общая отметка времени (1 сек.).

тельная и незначительная сосудистая реакция (рис. 3, б). При умственном напряжении (счет в уме) у этой же больной отмечена значительная дыхательная реакция, а сосудистая реакция извращена (рис. 3, в). Мигательный рефлекс на 87-м применении звонка был непрочным (рис. 3, д, исследование 9 VI 1957). На 95-м применении раздражителей отмечена прочная дыхательная реакция (рис. 3, е, исследование 11 VI 1957).

Характерным для больных с нарушением дыхания является образование стойкой дыхательной реакции одновременно с образованием условных сосудистых и мигательных рефлексy. По-видимому, стойкая дыхательная реакция указывает на значительное возбуждение центров дыхания.

В результате комплексного лечения — психотерапии и лечебной тренировочной гимнастики для дыхания — больные неврастенией сильного типа выздоравливали, дыхание у них нормализовалось. У остальных больных эффект был нестойкий и зависел от характера заболевания и типологических особенностей больного. Так, у больных истерией слабого типа лечебный эффект был незначителен.

Например, у больной И., слабого типа высшей нервной деятельности, с диагнозом истерия, до лечения наблюдалось дыхание, прерывающееся глубокими вздохами, сосудистая реакция была слабо выражена (рис. 4, А, I, исследование 12 X 1956). После лечения и дыхание, и сосудистая реакция остались без изменений (рис. 4, А, II, исследование 4 XII 1956). У больного неврастенией И. (сильный вариант слабого типа) до лечения дыхание было волнообразным, аритмичным, поверхностным (рис. 4, Б, I, исследование 19 I 1957). В результате лечения дыхание стало более глубоким (рис. 4, Б, II, исследование 26 III 1957).

У больного Б., с диагнозом неврастения (больной относится к сильному варианту слабого типа высшей нервной деятельности), до лечения отмечалось аритмичное дыхание с апноэ (рис. 4, В, I, исследование 10 II 1957). После лечения дыхание у этого больного глубокое и ровное (рис. 4, В, II, исследование 15 IV 1957).

Также и у больной У., сильного типа высшей нервной деятельности (диагноз: неврастения), до лечения дыхание было учащенным и аритмичным (рис. 4, Г, I, исследование 12 I 1957). В результате лечения дыхание стало волнообразным, ровным (рис. 4, Г, II, исследование 27 II 1957).

Выводы

1. Нарушение дыхания у большинства больных, находившихся под наблюдением, возникло в результате длительного заболевания неврозом вследствие ослабления регулирующей роли коры больших полушарий головного мозга и нарушения деятельности подкорковых областей. Оно более выражено у больных истерией и неврастенией слабого типа высшей нервной деятельности и сильной вариации слабого типа и менее выражено у больных неврастенией сильного типа.

2. При нарушении дыхания наблюдается небольшое изменение кислородного и углеводного обмена у некоторых больных истерией с слабым типом нервной системы.

3. Для исследованных больных характерным было образование стойкой дыхательной реакции, что можно объяснить повышенной возбудимостью центров дыхания.

4. Терапевтический эффект зависел от типологических особенностей больных и характера заболевания. У больных неврастенией сильного типа он был более выражен, чем у больных истерией и неврастенией слабого типа и сильной вариации слабого типа высшей нервной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерев В. М. Основы учения о функциях мозга, вв. 1—7. СПб., 1903—1907.
 Бирман Б. Н., Журн. высш. нервн. деят., т. I, в. 6, 1951.
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, М.—Л., 1947.
 Данилевский В. Я. Физиология человека, тт. 1—3. М., 1913—1915.
 Жуковский М. Н. О влиянии мозговой коры и подкорковых узлов на дыхание. Дисс. СПб., 1898.
 Крепс Е. М., Природа, № 3, 1952.
 Маршак М. Е., сб. «Нервная регуляция кровообращения и дыхания». Тез. докл. объедин. сессии отдел. мед.-биол. наук и отдел. клинич. медиц. с участием Ряз. мед. инст. им. И. П. Павлова, Изд. АМН СССР, М., 1951.
 Мисковский Н. А. О дыхательном центре. Казань, 1885.
 Сергиевский М. В. сб. «Нервная регуляция кровообращения и дыхания». Тез. докл. объедин. сессии отдел. мед.-биол. наук и отдел. клинич. медиц. с участием Ряз. мед. инст. им. И. П. Павлова, Изд. АМН СССР, М., 1951.
 Смирнов А. И., Арх. биол. наук, т. XLIV, в. 1, 1936.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**О РОЛИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ВОЗНИКНОВЕНИИ И ТЕЧЕНИИ
АТЕРОСКЛЕРОЗА**

Б. В. ИЛЬИНСКИЙ

(Терапевтический сектор. Заведующий — Б. В. Ильинский)

Вопрос о роли нервной системы в этиологии, патогенезе и клиническом течении атеросклероза давно уже привлекает к себе внимание клиницистов. Более 80 лет тому назад С. П. Боткин (1875) и несколько позднее А. А. Остроумов (1893—1894) и Юшар (Huchard, 1899) на основании своих клинических наблюдений высказали мысль о большом значении нервной системы в развитии склероза артерий. В последнее время этот вопрос вновь поставлен советскими клиницистами (Мясников, 1950, 1954; Тареев, 1951, 1952).

О значении нарушений со стороны нервной системы и специально высших ее отделов в развитии атеросклероза говорят, помимо отдельных клинических наблюдений, такие факты, как: 1) большая частота атеросклероза, в частности коронарных и мозговых артерий, у лиц умственного труда, особенно при сочетании последнего с напряженной работой, связанной с частыми отрицательными эмоциями (Rawinsky, 1914; Стражеско, 1925; Раппопорт, 1935; Гротель и др., 1940, и мн. др.); 2) исключительная частота атеросклероза у больных такими заболеваниями, как гипертоническая болезнь (Аничков, 1937; Ланг, 1950) и маниакально-депрессивный психоз (Осипов, 1931), в развитии которых первичное нарушение функции центральной нервной системы не вызывает сомнений.

В полном соответствии с этими наблюдениями находятся статистические данные о резком повышении смертности от атеросклероза венечных артерий сердца в послевоенные годы в отдельных странах, более сильно пострадавших во время второй мировой войны. Так, в Англии смертность от коронарного атеросклероза за период с 1930 по 1945 гг. увеличилась в 5.8 раза, что Ишлондский (Ischlondsky, 1953) находит возможным связать лишь с психогенными факторами. С резко возросшими требованиями к нервной системе в связи со все нарастающими темпами жизни есть основание связывать и непрерывно повышающуюся за последние 50 лет смертность от атеросклероза в США (Moriyama a. Gover, 1948) и в других странах.

Однако экспериментально доказать наличие связи между нарушениями со стороны нервной системы и развитием атеросклероза до последнего времени не удавалось. Правда, путем перерезки нервов (Giovanni, 1871 и Vulpian, 1872 — цит. по: Лапинский, 1896; Fraenkel, 1896, и др.), хронического их раздражения (Левашев, 1883), удаления шейных симпатических ганглиев (Лапинский, 1896; Гуссейнов, 1932, и др.) удавалось вызвать в сосудах морфологические изменения; однако, как правило, это

были изменения типа эндоартериита, а не атеросклероза. Не соответствовали картине атеросклероза и часто наблюдавшиеся отдельными авторами утолщения стенок артерий при нефритах (Gaumbault и Siemerling — цит. по: Ланинский, 1896; Муравьев, 1895), при сирингомиелии, табесе, прогрессирующем параличе (Fraenkel).

Одной из причин неудачных попыток старых авторов экспериментально воспроизвести атеросклероз является, с нашей точки зрения, то, что их попытки воздействия на нервную систему ограничивались периферическим ее отделом. В настоящее время в результате многочисленных и очень тщательных исследований патологов и клиницистов — особенно Н. П. Анничкова и его школы — можно считать установленным тот факт, что в механизме развития атеросклероза основным фактором являются нарушения обмена липидов, в частности холестерина; важную, но все же лишь дополнительную роль играют изменения самих сосудов в виде нарушения нормального строения их стенок в результате различных происходящих в них патологических процессов, а также в результате нарушения сосудистой функции с повышением внутриартериального кровяного давления. В происхождении же обменных нарушений и стойкого повышения артериального кровяного давления решающее значение естественно приписывать не периферическим, а центральным отделам нервной системы. Поэтому и попытки экспериментального воспроизведения атеросклероза с помощью воздействия на нервную систему теоретически должны быть направлены на центральный ее отдел. Действительно, в происхождении, например, гипертонической болезни, при которой столь часто встречается атеросклероз, роль первичных нарушений со стороны высшей нервной деятельности не вызывает уже никакого сомнения.

Менее изучено значение нервной системы в возникновении ведущих к атеросклерозу нарушений обмена липидов, а также в появлении дистрофических структурных изменений в сосудистых стенках, изменений, надо думать, играющих существенную роль в развитии атеросклероза. Ряд данных позволяет предполагать, что в появлении трофических нарушений и изменений нормальной структуры сосудистых стенок нервная система играет очень существенную роль. Так, при повреждении определенных отделов нервной системы могут наступать значительные изменения проницаемости сосудистой стенки (Веселкин, 1930; Ильина, 1952, и др.) и даже возникать множественные кровоизлияния (Сперанский, 1937, и др.).

Согласно наблюдениям В. Д. Цинзерлинга (1956) и Л. А. Рахмановой (1953) над развитием атеросклероза сосудов конечностей, возникновению последнего предшествуют нарушения функции соответствующих артерий, обусловленные изменениями нормальной их иннервации («ангионевроз нижних конечностей» по Цинзерлингу), и лишь в дальнейшем к функциональным расстройствам присоединяются органические изменения в виде атеросклероза. Продолжение работы в данном направлении, несомненно, имеет большое значение для понимания патогенеза атеросклероза и роли в нем нервной системы.

Больше данных имеется по вопросу о роли центральной нервной системы в появлении нарушений обмена липидов и особенно холестерина. Достаточно указать, что нервная система принимает участие в синтезе холестерина (Горизонтов, 1940). С. С. Халатовым (1946) и его сотрудниками (Значкова, 1935; Мухин, 1935; Глод, 1940; Шутова, 1940; Лебедева, 1949), а также П. Д. Горизонтовым высказывалась даже гипотеза, что в большинстве случаев гиперхолестеринемии бывают обусловлены

повышенным поступлением в периферическую кровь холестерина из депо головного мозга. При нарушении мозгового кровообращения, как показали наши наблюдения, действительно можно видеть в первые 7—10 дней отчетливое повышение холестерина в периферической крови (рис. 1), сменяющееся затем возвратом к исходному его уровню. Однако простые арифметические подсчеты показывают, что объяснить подъем холестерина в крови мобилизацией его из мозговых депо нельзя, так как для этого потребовалось бы у отдельных больных поступление в кровь из ткани мозга столь больших количеств холестерина, что это не только не

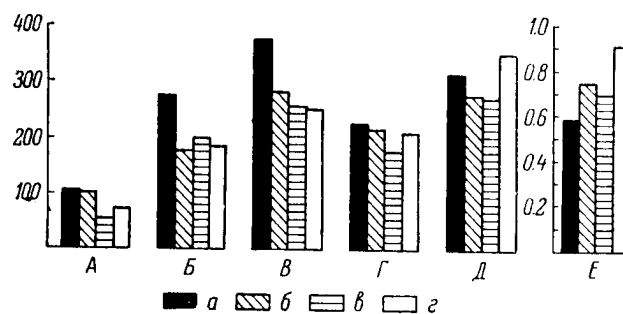


Рис. 1. Липиды крови при нарушении мозгового кровообращения.

По оси абсцисс — дни опытов (а — 1—10-й, б — 11—20-й, в — 21—30-й, г — 31—60-й); по оси ординат — холестерин крови в мг%. А — свободный холестерин, Б — холестерин-э-теры, В — холестерин общий, Г — лецитин, Д — нейтральный жир, Е — отношение $\frac{\text{лецитин}}{\text{холестерин}}$.

позволило бы сравнительно быстро восстановить нарушенные функции центральной нервной системы, как это имело место у наблюдаемых нами больных, но оказалось бы смертельным для этих лиц.

Не подлежит, нам кажется, сомнению, что в таких случаях речь идет об изменении регуляторной функции центральной нервной системы в отношении холестеринового обмена. В пользу этого говорят описанные рядом авторов (Lyons, 1931; Dobrelf, Penelf и. Witkower, 1936; Чалисов, Вольфсон и Арутюнов, 1937; Луккина, 1941) и у людей, и у животных быстро проходящие значительные колебания холестеринемии, наступавшие под влиянием эмоций отрицательного характера, и наблюдавшиеся одновременно с ними подъемы кровяного давления. Правда, почти все исследователи объясняют указанные выше повышения холестеринемии и кровяного давления усилением в этих случаях тонуса симпатического нерва. Однако подобное объяснение явно не доучитывает ведущей роли коры головного мозга в появлении указанных сдвигов в холестериновом обмене.

С полной отчетливостью значение нарушений функционального состояния коры головного мозга в появлении указанных сдвигов уровня холестерина крови вытекает из наблюдений Т. Д. Дзидзигури (1959), проведенных в лаборатории проф. И. Т. Курцина. При воздействии на кору головного мозга собак путем перенапряжения тормозного процесса, а также с помощью сшибки положительного и отрицательного условных рефлексов он — одновременно с изменением характера условнорефлекторной деятельности — наблюдал изменение характера работы и пищеварительных (слюнных и желудочных) желез, и функции почек, и — что

особенно интересно для нас — уровня холестерина крови у подопытных собак. Наступавшее при этом повышение холестеринемии (с 90—150 до 240 мг %) и последующие резкие ее колебания выходили далеко за границы физиологических сдвигов и были больше тех повышений, которые можно получить у собак при введении им богатой липидами пищи. По времени своего появления подъемы холестерина крови совпадали с моментом наступления изменений со стороны условнорефлекторной деятельности (рис. 2) и с временем повышения функции пищеварительных желез и мочеподделительной функции почек. Все это не оставляет сомнений в центрально-нервном происхождении указанных сдвигов в уровне холестеринемии.

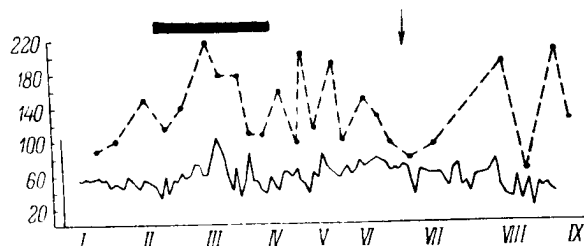


Рис. 2. Колебания холестерина крови под влиянием перенапряжения тормозного процесса и сшибки (по данным Т. Д. Дзидзигури).

По оси абсцисс — месяцы опытов; по оси ординат — холестерин в мг % и величина условных рефлексов. Сплошная линия — условные рефлексы, прерывистая — холестерин крови. Черный участок — время, в течение которого производилось перенапряжение тормозного процесса. Сшибки обозначены стрелкой.

При предоставлении подопытным животным отдыха, по истечении 2—3 мес. наступала известная нормализация нарушенных функций. Однако после перенапряжения центральной нервной системы собак у них оставалась значительная неустойчивость аппаратов, регулирующих холестеринный обмен. Об этом говорили необычно большие колебания холестеринемии, сохранявшиеся довольно длительное время после прекращения опытов. Интересно отметить, что при дальнейшем повторении сшибок сдвиги в уровне холестерина крови и со стороны других функций организма уже не были столь выраженными. Очевидно, нервная система собаки становилась более натренированной и нагрузки на нее уже не давали столь значительных изменений различных функций, наблюдавшихся при первых опытах. Интерес этих наблюдений Т. Д. Дзидзигури состоит в том, что ему впервые удалось с помощью безупречной методики показать роль коры головного мозга в регуляции процессов обмена холестерина в организме, притом на таком объекте (собаке), у которого существенных сдвигов в уровне холестеринемии удастся добиться лишь при введении с пищей значительных количеств липидов с одновременным подавлением функции щитовидной железы метилтиоурацилом. Кстати, здесь уместно отметить, что метилтиоурацил, как показали наблюдения Д. С. Тендлер (1953), оказывает прежде всего воздействие на центральную нервную систему, а затем уже на щитовидную железу. Клинические наблюдения над больными с атеросклерозом также показывают, что повышение возбудимости коры головного мозга с помощью кофеина или фенамина сопровождается в большинстве случаев увеличением содержания

в крови холестерина (Цибекмахер, 1955; Мясников, 1956). Аналогичные наблюдения имеются и на животных (Пушкар, 1953; Шхвацабая, 1956).

Все изложенное выше говорит о том, что кора головного мозга принимает очень важное участие в регуляции обмена холестерина. Эта регуляция, очевидно, осуществляется под контролем коры больших полушарий при посредстве высших вегетативных центров в субталамической области, играющих столь важную роль в ходе других обменных процессов. В пользу этого говорят и прямые наблюдения над изменением уровня холестерина крови при действии барбитуратов, которые в основном изменяют деятельность подкорковой области (Lasch u. Roller, 1936; Цибекмахер, 1955; Шхвацабая, 1956, и др.).

Из приведенных данных видно, что нарушение нормальной регуляторной деятельности коры головного мозга и подкорковых центров имеет очень большое значение для возникновения тех нарушений в обмене холестерина и вообще липидов, которые играют столь важную роль в развитии атеросклероза.

Поэтому вполне оправданным следует считать попытки экспериментального воспроизведения атеросклероза с помощью воздействия на высшие отделы центральной нервной системы, и в частности, на кору головного мозга и высшие вегетативные центры в подкорковой области. Такие попытки — пока лишь единичные — были сделаны с положительным результатом сначала Ю. Т. Пушкарем (1953), а затем Ф. К. Яровым (1954). Ю. Т. Пушкарю удалось, повышая возбудимость коры головного мозга путем введения фенамина кроликам, получавшим холестерин с пищей, вызвать у них значительно более тяжелую форму атеросклероза, чем у кроликов, которым давали один лишь холестерин. Введение фенамина сопровождалось у подопытных кроликов подъемом кровяного давления и более значительным, чем у кроликов контрольной группы, повышением холестерина крови, что, надо думать, и способствует более интенсивному развитию атеросклероза при введении фенамина. Наоборот, применением успокаивающих нервную систему препаратов (хлоралгидрат, небольшие дозы барбитуратов) удается понизить уровень холестерина крови и снизить тяжесть атеросклероза у подопытных животных.

Указанные данные несомненно имеют не только теоретическое, но и определенное практическое значение, показывая пути воздействия на развивающийся атеросклеротический процесс.

Ф. К. Яровому удалось вызвать с помощью повторных уколов иглы в область высших вегетативных центров у откармливаемых холестерином кроликов более тяжелый атеросклероз, чем у кроликов контрольной группы, не получавших уколов. Эта работа, далеко отстоящая от того, что имеет место в клинической практике, все же заслуживает серьезного внимания и побуждает к дальнейшим исследованиям в этом направлении.

Влияние центральной нервной системы на обмен холестерина и других липидов реализуется через вегетативную нервную систему при участии ряда органов — прежде всего органов внутренней секреции. Из последних особенно значительное влияние в данном направлении оказывает щитовидная железа (Shapiro, 1927; Фридлянд, 1933; Бейер, 1936; Татарский и Ципзерлинг, 1950; Синицина, 1953, и др.). Из других желез внутренней секреции усиливают развитие атеросклероза снижение или выпадение функции поджелудочной железы (Stamler a. Katz, 1951), выпадение функции половых желез (Chuma, 1923; Löwenthal, 1925), а также, по-видимому, усиление функции надпочечников и гипофиза (Raab, 1953).

Необходимо отметить, что зарубежными авторами (Raab, 1953; Peete, 1955, и др.) делаются попытки объяснить развитие атеросклероза с точки зрения теории «общего синдрома адаптации», выдвинутой Селье (Selye, 1936, 1937), согласно которой поражение сосудов является результатом неспецифической реакции гипоталамико-надпочечниковой системы на воздействие самых разнообразных факторов внешней среды. Сторонники этой теории, таким образом, сводят центр тяжести проблемы к гормональным сдвигам, причем роль нервной системы в ходе развития патологического процесса, по их мнению, состоит в участии в нем лишь гипоталамуса, от нервных центров которого к периферическим органам по автономной нервной системе идут соответствующие импульсы. Эта теория, по сути дела, является органолакалистической, игнорирующей роль высших отделов головного мозга в протекающих в организме процессах. Как очень односторонняя и идущая в разрез с основными положениями павловской физиологии, теория Селье справедливо была отвергнута советскими учеными. Критика ее была дана в свое время, в частности В. С. Смоленским (1955), в связи с чем мы не будем подробно останавливаться на ней.

В процессе обмена липидов существенную роль играют также ауторегуляторные механизмы (Лейтес, 1937). Регуляция обмена жира и, надо думать, также и холестерина осуществляется с помощью целого ряда органов и тканей в результате раздражения их соответствующими продуктами метаболизма. Очевидно, что в механизме ауторегуляции очень видную роль играют рефлекторные процессы, обусловленные раздражением продуктами промежуточного обмена прежде всего чувствительных нервных окончаний, заложенных в тех органах и тканях, которые принимают участие в обмене липидов. Согласно экспериментальным данным О. С. Меркуловой (1952), А. И. Караева (1953), даже умеренные сдвиги в биохимизме внутренней среды организма влекут за собой рефлекторно возникающие отчетливые изменения функции ряда органов и тканей. Как будет указано ниже, при повышении холестерина в крови отчетливо меняются инteroцептивные реакции, причем рефлекторная природа этих реакций вряд ли может вызвать сомнения. Таким образом, можно полагать, что ауторегуляция обменных процессов идет через нервную систему, ею контролируется и направляется.

Правильность этого положения применительно к обмену липидов может быть проиллюстрирована наблюдениями Гаусбергера (Hausberger, 1935) над течением этих процессов в снабженной нервами и денервированной жировой ткани. Этот автор, проводя наблюдения над двумя симметрично расположенными жировыми тельцами у мышей и кроликов, из которых одно тельце было денервировано, наблюдал, что при голодании, когда имеет место мобилизация жировых депо, содержание жира в денервированном участке не только не уменьшается, а даже нарастает в связи с повышением жира в крови. Отсюда следовало, что в денервированной жировой ткани содержание жира определяется лишь уровнем его в крови, тогда как в тельце, снабженном нервами, оно определяется общими потребностями организма.

В последние годы большое значение в процессе развития атеросклероза придано изменению физико-химического состояния холестерина в крови, при котором коллоидный раствор последнего становится в плазме крови менее устойчивым. В результате создаются условия для выпадения холестерина в осадок после проникновения его в стенку артерии с током питающей жидкости. Одни авторы (Ильинский, 1940; Левин, 1941; Пушкар, 1953; Бавина, 1953) как на причину снижения устойчи-

ности раствора холестерина в плазме указывают на снижение соотношения $\frac{\text{лецитин}}{\text{холестерин}}$, другие авторы подчеркивают значение повышенного содержания в крови определенных классов соединений липидов с белками (липопротеинов), относящихся главным образом к группе бета-липопротеинов или, по Гофману и сотрудникам (Golman, a. oth., 1954), — к классу, обладающему при ультрацентрифугировании скоростью флотации, равной 12—400 единицам Сведберга. В состав этих липопротеинов входит основная масса холестерина крови.

Согласно Н. В. Окуневу (1954), холестерин-белковые комплексы при проникновении их во внутреннюю оболочку артерий могут распадаться, после чего освободившийся от связи с белками холестерин «выпадает в осадок», так как он нерастворим в воде. Процесс этот зависит от состояния центральной нервной системы, поскольку прочность холестерин-белковых комплексов снижается при возбуждении, а также при длительном торможении. Проверка этих данных несомненно представляет существенный интерес для уточнения роли нервной системы в развитии атеросклероза.

Стремясь выяснить причины развития атеросклероза, почти все исследователи исходили из той предпосылки, что вызывающие заболевание факторы оказывают лишь непосредственное влияние на стенки артерий, и совершенно игнорировали возможность рефлекторного воздействия на них. В частности, развитие экспериментального холестеринового атеросклероза обычно понимается как результат прямого повреждения структурных элементов артериальной стенки отлагающимися в ней липидами.

Между тем, некоторые факты заставляют предполагать определенное влияние рефлекторных воздействий на формирование атеросклеротического процесса. Так, наши данные, полученные на больных с атеросклерозом, показывают, что с развитием гиперхолестеринемии у них определенно повышается склонность к спастическим явлениям со стороны гладкой мускулатуры самых различных органов — в первую очередь артерий (рис. 3). Частота спастических явлений при повышенной холестеринемии настолько велика, что вряд ли здесь можно думать о простом совпадении, тем более, что при нормальном содержании в крови холестерина спастические явления встречались очень редко, притом обычно там, где имелось снижение в крови нормального соотношения $\frac{\text{лецитин}}{\text{холестерин}}$.

А последнее, согласно экспериментальным данным (Dresel u. Sternheimer, 1925; Kanosz u. Laszlo, 1933), способствует повышенной склонности сосудов к сокращениям.

Можно было бы, правда, сказать, что в случае гиперхолестеринемии повышенная склонность артерий к сокращениям обусловлена раздражением мышечных волокон сосудистой стенки. В пользу этого говорят результаты наблюдений, проведенных над изолированными полосками артерий и изолированными органами вообще. Но, как показывают данные А. И. Мироненко (1957), сопоставившей характер реакции артерий,

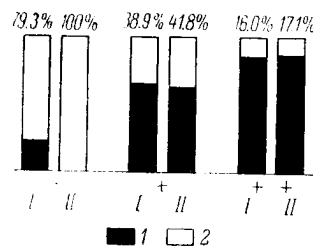


Рис. 3. Холестеринемия и спастические явления (плюс — наличие, минус — отсутствие) у больных атеросклерозом (I) и атеросклерозом в сочетании с гипертонической болезнью (II).

I — холестерин крови нормальный и 2 — повышенный.

в одних случаях изолированных, а в других — сообщавшихся с центральной нервной системой, последняя при гиперхолестеринемии оказывает определенное воздействие на тип сосудистой реакции.

Приведенные выше пока еще далеко не полные данные по вопросу о роли нервной системы в возникновении атеросклероза требуют во многом проверки и подтверждения. Однако и то, что уже в настоящее время имеется в данном направлении, нам кажется, позволяет думать о большой роли нервной системы и специально вышших ее отделов в развитии атеросклероза.

Нервная система несомненно имеет большое влияние не только на развитие, но и на течение атеросклероза, который развивается у человека на протяжении длительного времени, обычно в течение ряда лет и даже десятилетий, причем в ходе его формирования можно отметить волнообразные колебания со сменой свежих вспышек патологического процесса периодами его затихания. Создается впечатление, что вспышки прогрессирующего атеросклероза, характеризующегося появлением свежих отложений липидов во внутренней оболочке артерий, совпадают с периодами значительной перестройки организма, когда функция центрального нервного и эндокринного аппаратов, регулирующих обмен веществ, оказывается недостаточно приспособившейся к изменившимся условиям существования организма. Практически наиболее важным из этих периодов является период угасания функции половых желез и снижения активности щитовидной железы в возрасте после 50—60 лет. Выпадение функции половых желез, как показала еще М. К. Петрова (1936), влечет за собой отчетливые сдвиги в высшей нервной деятельности с выраженным снижением ее функциональных возможностей. Здесь мы, таким образом, имеем дело уже с воздействием на нервную систему тех изменений, которые происходят в организме. Еще более сильное влияние, чем выпадение гормональной деятельности половых желез, оказывает на центральную нервную систему снижение функции щитовидной железы. Последняя, кстати, принимает особенно большое участие в обмене липидов. Снижение функциональных возможностей центрально-нервного аппарата, регулирующего обмен липидов, может создаться также при значительном, особенно длительном, перенапряжении нервной системы при различных ее заболеваниях, интоксикациях, при нерациональном питании. Изучение всех условий, ведущих к свежим вспышкам атеросклероза, и уточнение роли нервной системы в их возникновении в ближайшее время должно стать предметом тщательного изучения.

Интересно отметить, что атеросклероз наиболее часто локализуется и является более выраженным в местах отхождения крупных артериальных стволов, где не только наиболее значительны механические воздействия на сосудистую систему (им лишь и придавали до последнего времени значение в развитии атеросклероза), но где также имеется особенно богатая сеть чувствительных нервных окончаний, которые воспринимают изменения как биохимизма крови, так и колебания внутрисосудистого кровяного давления.

Сдвиги в биохимизме крови, возникающие в связи с изменениями функционального состояния центральной нервной системы, в дальнейшем сами оказывают существенное влияние на различные функции организма и, прежде всего, на центральную нервную систему и на состояние сосудистых стенок, меняя их реактивность. Изучение биоэлектрической активности коры головного мозга у кроликов с экспериментальной гиперхолестеринемией и холестериновым атеросклерозом небольшой давности

показывает наличие у них повышенной возбудимости коры больших полушарий (Антелидзе и Гамбашидзе, 1955). Указания на повышенную реактивность и возбудимость гладкой мускулатуры сосудов и кишечника при гиперхолестеринемии и экспериментальном атеросклерозе имеются в работах М. П. Николаева (1950) и его сотрудников (Мироненко, 1947, 1957; Мохначева, 1950; Чертков, 1951), а также И. Е. Ганелиной (1957). По данным последней, изменения реактивности могут быть обнаружены уже в том периоде, когда нет еще анатомических изменений в сосудах. С клинической точки зрения очень важно, что, согласно этой работе, наибольшую отчетливость рефлекторные реакции на сердце с других внутренних органов приобретают в тот период развития атеросклероза, когда можно думать об его прогрессировании.

Данные И. Е. Ганелиной служат экспериментальным подтверждением нашим более ранним указаниям на связь приступов грудной жабы с прогрессирующим атеросклерозом и до известной степени подкрепляют выдвинутое нами (1954) представление о том, что в механизме развития грудной жабы у больных коронарным атеросклерозом существенное значение имеют афферентные интероцептивные импульсы с измененных атеросклерозом венечных артерий сердца.

Изучение методом условных сосудистых рефлексов функционального состояния высших отделов центральной нервной системы при коронарной недостаточности у больных атеросклерозом, по данным З. И. Янушкевичуса (1956) и нашим (1957), показывает наличие у них отчетливых признаков невроза с развитием фазовых состояний. Последнее может объяснить появление столь нередких у этой группы больных извращенных сосудистых реакций, хорошо знакомых клиницистам, патологам и фармакологам (Romberg, 1921; С. В. Аничков, 1921; Ланг, 1938, и др.). Тенденцию к появлению извращенных реакций наблюдала в эксперименте и И. Е. Ганелина при слабом и умеренно выраженном атеросклерозе.

Следует отметить, что, по ее данным, при длительной гиперхолестеринемии и при появлении отчетливых морфологических изменений венечных артерий сердца выраженность интероцептивных рефлекторных реакций снижается. Можно думать, что длительно поступающая в центральную нервную систему афферентная импульсация с измененных атеросклерозом коронарных артерий приводит в дальнейшем к понижению возбудимости соответствующих центров наподобие того, что было показано П. К. Анохиным (1948) в отношении импульсаций с депрессорного нерва аорты при экспериментальной гипертонии. Есть основания считать, что при более тяжелых атеросклеротических изменениях артерий начинает снижаться, а затем может и вообще оказаться утраченной способность самих сосудов реагировать на раздражения в связи с гибелью в них мышечных волокон, на что указывают исследования школы Н. П. Аничкова.

Все это дает частичное объяснение хорошо известному факту переднего отсутствия приступов грудной жабы у больных с тяжелым атеросклерозом венечных артерий сердца. Последнее, конечно, в еще большей мере может быть объяснено и тем, что у таких больных снижается возбудимость центральной нервной системы, определенная степень которой, по современным представлениям, обязательна для реализации болевого приступа.

Раз возникшие атеросклеротические изменения венечных артерий сердца, как давно уже указывали клиницисты (Romberg, 1921; Ланг, 1938, и др.), сами являются фактором, способствующим усилению рефлектор-

ных влияний на сердце со стороны внешних и внутренних раздражителей. В свою очередь, интероцептивные раздражения влекут за собой целый ряд изменений в химизме внутренней среды организма. Имеются соответствующие экспериментальные доказательства этого в отношении углеводного и белкового обмена (Куценко и Нечаева, 1953; Карасв, 1953).

Г. И. Касимову (1954) удалось показать, что под влиянием интероцептивных раздражителей меняется и содержание холестерина в крови и в органах. Есть основания полагать, что при этом происходят изменения и физико-химического состояния холестерина в крови, поскольку при раздражении интероцепторов имеют место отчетливые изменения белков плазмы (Логинков и Ершова, 1953), с которыми тесно связан холестерин крови.

Таким образом, создаются очень сложные отношения, при которых одно и то же явление оказывается одновременно следствием другого и причиной третьего явления: нарушения функционального состояния центральной нервной системы ведут, с одной стороны, к гиперхолестеринемии и связанным с ней прочим биохимическим сдвигам, а с другой стороны — к изменению сосудистой функции; биохимические же сдвиги влекут за собой повышение реактивности рефлекторных аппаратов, прежде всего в сосудистой системе, и, надо думать, в центральной нервной системе. Все это вместе взятое может способствовать появлению сначала трофических, а затем и отчетливых морфологических изменений в сосудистых стенках и вести к развитию атеросклероза. Возникновение же последнего на определенном этапе его развития в свою очередь ведет к дальнейшему повышению реактивности сосудов.

Морфологическое изучение изменений нервной системы при атеросклерозе относится главным образом к периферическим ее отделам, в частности, к изменению периферического отдела вегетативной нервной системы — особенно внутри- и внесердечных симпатических ганглиев (Путятин, 1877; Раздольский, 1925; Danisch, 1928; Glaser, 1928; Гуссейнов, 1932; см. сводку работ у Жаботинского, 1953). Изучение состояния чувствительных нервных окончаний в сосудах и сердце при атеросклерозе показывает сравнительно небольшие их изменения, причем последние, по мнению занимавшихся этим авторов (Лазовский, 1930; Серанова, 1953, 1956), скорее имеют вторичный характер.

Приведенные материалы показывают те основные направления, работа в которых, нам кажется, позволит получить новые ценные факты о роли нервной системы и специально вышших ее отделов в возникновении и развитии атеросклероза. Как видно из вышесказанного, в этой работе, по сути дела только еще начинающейся, предстоит много сделать как клиницистам, так и физиологам, патологам, био- и физико-химикам, а также несомненно и фармакологам, до сих пор стоявшим в стороне от разработки проблемы атеросклероза. Успех работы в данном направлении будет тем большим, чем в более тесном содружестве различных специальностей будут проводиться соответствующие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Аничков Н. Н., *Арх. биол. наук*, т. XLVIII, в. 1—2, 1937.
 Аничков С. В. О деятельности сосудов изолированных пальцев здоровых и больных людей. *Дисс. Воен.-медиц. акад. Игр.*, 1921.
 Анохин П. К., Четвертая сессия Акад. медиц. наук СССР, Тез. докл., М., 1948.
 Антсхидзе Б. Ф. и Н. Б. Гамбашидзе, Тез. докл. научн. сессии, посвящ. пробл. физиол. и патол. сердечно-сосуд. системы. Тбилиси, 1955.
 Бавина М. В., *сб. «Атеросклероз», Медгиз, М.*, 1953.
 Бейер Б. А., *Тр. Воен.-медиц. акад. им. С. М. Кирова*, т. V, 1936.

- Боткин С. П. (1875). Курс клиники внутренних болезней, СПб., 1912.
- Веселкин П. Н., Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. XVI, в. 1 и 2, 1930.
- Гаселина И. Е. О рефлекторных влияниях с хеморецепторов желудочно-кишечного тракта на сердце, в частности при атеросклерозе. (Клинико-экспериментальное исследование). Авторсф. дисс. Л., 1957.
- Глод В. И. Значение выпадения функции селезенки в развитии холестериемии и фосфатидемии. Медгиз, М.—Л., 1940.
- Горизонтов П. Д. Значение головного мозга в холестериновом обмене. (К вопросу о роли нейроглии в патогенезе холестериемий). Изд. 1-го Моск. медич. инст., М., 1940.
- Гротель Д. М., Е. Е. Быховская, М. М. Павлова, М. Г. Походилова и В. Г. Шор, Клинич. медич., т. XVIII, № 1, 1940.
- Гуссейнов Д., Тр. II Всесоюзн. съезда патологов, Баку, 1932.
- Дзидзигури Т. Д., Бюлл. exper. биол. и медич., № 2, 1959.
- Жаботинский Ю. М. Нормальная и патологическая морфология вегетативных ганглиев. Изд. АМН СССР, М., 1953.
- Значкова А. А., Терап. арх., т. XIII, в. 1, 1935.
- Ильина А. И. Влияние вегетативных нервов на просвет и проницаемость сосудов большого и малого круга кровообращения. Дисс. Инст. физиол. АН СССР, Л., 1952.
- Ильинский Б. В., Клинич. медич., т. XVIII, № 1, 1940.
- Ильинский Б. В., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. III, 1954.
- Ильинский Б. В., Журн. высш. нервн. деят., т. VII, в. 2, 1957.
- Караев А. И., Изв. Акад. наук АзербССР, № 12, 1953.
- Касимов Г. И., Докл. Акад. наук АзербССР, т. X, № 2, 1954.
- Куценко Н. А. и Г. А. Нечаева, Физиол. журн. СССР, т. XXXIX, № 6, 1953.
- (Лазовский Ю. М.) Y. M. Lazowski, Virch. Arch., Bd. 274, H. 2, 1930.
- Ланг Г. Ф. Учебник внутренних болезней. т. I, ч. 1. Болезни системы кровообращения. Медгиз, Л., 1938.
- Ланг Г. Ф. Гипертоническая болезнь. Медгиз, Л., 1950.
- Лашинский М. Н. Причинное влияние нервов на заболевание сосудов и обратно. Киев, 1896.
- Лебедева О. В., Арх. патол., т. XI, в. 2, 1949.
- Левашев С. В., Ежегод. клин. газ. Боткина, №№ 5, 6, 7, 8, 1883.
- Левин А. И. Эндокринная регуляция жирового обмена. (Роль поджелудочной железы и нижнего мозгового придатка). Изд. 1-го Ленингр. медич. инст., Л., 1941.
- Лейтес С. М., сб. «Физиология и патофизиология жирового обмена». Гос. мед. изд. УССР, Харьков, 1937.
- Логинов А. А. и Н. Ершова. Цит. по: А. И. Караев, 1953.
- Лукина А. М. Изменения холестеринового обмена при депрессивных состояниях. Дисс. 1-й Лен. медич. инст. Л., 1941.
- Меркулова О. С., сб. «Вопросы физиологии interoцепции», в. I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1952.
- Мироценко А. И., Фармакол. и токсикол., т. X, № 6, 1947.
- Мироценко А. И., Фармакол. и токсикол., Прилож. к журналу за 1956 г., Сб. рефератов, М., 1957.
- Мохначева А. И., Фармакол. и токсикол., т. XIII, № 2, 1950.
- Муравьев В. В., Медич. обозрение, т. XLIV, № 16, 1895.
- Мухин С. А., Арх. патол. анат. и патол. физиол., т. I, в. 4, 1935.
- Мясников А. Л., Вестн. Акад. медич. наук СССР, № 4, 1950.
- Мясников А. Л., Терап. арх., т. XXVI, в. 1, 1954.
- Мясников А. Л., Клинич. медич., т. XXXIV, № 6, 1956.
- Николаев М. П., сб. «Гипертоническая болезнь», в. 1, (Тр. АМН СССР, т. VII), М., 1950.
- Окунов Н. В., Арх. патол., т. XVI, в. 2, 1954.
- Осипов В. П. Руководство по психиатрии. ГИЗ, М.—Л., 1931.
- Остроумов А. А. (1893—1894), Избр. тр., Медгиз, М., 1950.
- Петрова М. К., Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. VI, в. 1, 1936.
- Пулятин М. О патологических изменениях в автоматических узлах человеческого сердца при хронических страданиях его. Дисс. СПб., 1877.
- Пушкарь Ю. Т. Влияние холина и некоторых нейротропных веществ (люминала и фенамина) на развитие экспериментального атеросклероза. Дисс. Акад. медич. наук СССР, М., 1953.

- Раздольский И. Я., Тр. XVII съезда российских хирургов, 1925.
- Раппопорт Я. Л., Арх. патол. анат. и патол. физиол., т. I, в. 1, 1935.
- Рахманова Л. А., сб. «Атеросклероз», Медгиз, М., 1953.
- Серанова А. И., сб. «Атеросклероз», Медгиз, М., 1953.
- Серанова А. И., сб. «Атеросклероз и коронарная недостаточность», (Тр. конфер. Инст. терапии и отд. патол. анат. ИЭМ), Медгиз, М., 1956.
- Синицина Т. А., сб. «Атеросклероз», Медгиз, М., 1953.
- Смоленский В. С., Клинич. медиц., т. XXXIII, № 8, 1955.
- Сперанский А. Д. Элементы построения теории медицины. Изд. ВИАМ, М., 1937.
- Стражеско Н. Д., Терап. арх., т. III, в. 5—6, 1925.
- Тареев Е. М., Терап. арх., т. XXIII, в. 5, 1951.
- Тареев Е. М. Внутренние болезни. Медгиз, М., 1952.
- Татарский В. В. и В. Д. Цинзерлинг, Арх. патол., т. XII, в. 1, 1950.
- Тендлер Д. С., Совещ. по пробл. кортикальной регуляции желез внутр. секреции, Тез. докл., Л., 1953.
- (Фридлянд И. Б.) J. B. Friedland, Ztschr. f. d. des. exp. Med., Bd. 87, 1933.
- Халатов С. С. Холестериновая болезнь в ее патофизиологическом и клиническом значении. Медгиз, М., 1946.
- Цибекмахер Т. Д., Терап. арх., т. XXVII, в. 1, 1955.
- Цинзерлинг В. Д., Тез. докл. XIV Всесоюз. съезда терап., Медгиз, М., 1956.
- Чалисов М. А., Н. М. Вольфсон, Д. Н. Арутюнов, Невропат. и психиатр., т. VI, в. 5, 1937.
- Чертков И. Б., Фармакол. и токсикол., т. XIV, № 6, 1951.
- Шутова Н. Т. Влияние частичной и полной децеребрации на холестеринный обмен организма. Изд. «Советская наука», М., 1940.
- Шхвацабая И. К., Бюлл. экпер. биол. и медиц., т. LI, в. 4, 1956.
- Янушкевичус З. И., Терап. арх., т. XXVIII, в. 2, 1956.
- Яровой Ф. К. К вопросу о влиянии центральной нервной системы (промежуточного мозга) на холестеринный обмен. (Экспериментальное изучение). Дисс. Симф. медиц. инст., Симферополь, 1954.
- Chuma M., Virch. Arch., Bd. 242, 1923.
- Danisch F., Beitr. zur pathol. Anat. u. zur allgem. Pathol., Bd. 79, 1928.
- Dobreff M., L. Penneff und E. Witkower, Ztschr. f. d. ges. exp. Med., Bd. 98, 1936.
- Dresel K. und R. Sternheimer, Klin. Wschr., № 17, 1925.
- Fraenkel A., Wien. klin. Wschr., Bd. 170, 1896.
- Glaser P., Klin. Wschr., VII Jhrg., 1928.
- Gofman J. W., Fr. Glazier, A. Tamplin, B. Strisower and O. de Lalla, Physiol. Reviews, v. XXXIV, № 3, 1954.
- Hausberger F., Klin. Wschr., XIV Jhrg., № 3, 1935.
- Huchard H. Maladies du coeur et de l'aorte. 3 ed., Paris, 1899.
- Ischlondsky D., Arch. d. malad. du coeur et des vaiss., t. 46, № 3, 1953.
- Kanósz D. und G. László, Ztschr. f. d. ges. exp. Med., Bd. 92, № 3—4, 1933.
- Lasch F. und D. Roller, Ztschr. f. d. ges. exp. Med., Bd. 97, 1936.
- Lyons C., Amer. Journ. Physiol., v. 98, 1931.
- Löwenthal K., Verhandl. d. dtsh. path. Gesellsch., 20. Tag., 1925.
- Moriyama I. M. and M. Gover, Publ. Health Rep. v. 63, 1948.
- Pawinsky J., Ztschr. f. klin. Med., Bd. 79, 1914.
- Pecte Don Carlos. Psychosomatic genesis of coronary artery disease. 1955.
- Raab W. Hormonal and neurogenic cardiovascular disorders. Endocrine and neuroendocrine factors in pathogenesis and treatment. Baltimore, 1953.
- Romberg E. Lehrbuch der Krankheiten des Herzens. III Aufl., Stuttgart, 1921.
- Selye H., Nature, v. 138, 1936.
- Selye H., Endocrinology, v. 21, 1937.
- Shapiro S., Endocrinology, v. 11, 1927.
- Stamler J. and L. N. Katz, Circulation, v. IV, № 2, 1951.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

К ТЕРАПИИ БОЛЬНЫХ ПРЕСЕНИЛЬНЫМ ПСИХОЗОМ

Ю. Г. КОЗЛОВ

(Психиатрический сектор. Заведующий — В. К. Федоров)

Для лечения больных пресенильным психозом предложены различные средства. Наиболее распространенные из них — электросудорожная терапия, инсулиновая терапия, гормональная, опи́йная терапия, а также лечение недавно вошедшими в медицинскую практику аминапином, резерпином и др.

В результате многолетнего клинического опыта психиатры всех стран пришли к выводу, что электросудорожная терапия дает наибольший эффект при инволюционной (пресенильной) меланхолии.

Клиническое различие между депрессивной и бредовой формами пресенильного психоза настолько велико, что отдельные психиатры рассматривают их как два отличных друг от друга заболевания с различным патогенетическим обоснованием. Совершенно естественно, что терапевтические мероприятия должны быть применяемы с учетом клинических форм болезни.

Но одним своеобразием клинической картины не ограничивается выбор терапии. Ни одно психическое заболевание не возникает *sui generis*, и в каждом отдельном случае заболевания пресенильным психозом можно выявить тот или иной характер внешних вредных воздействий, вызвавших психоз.

На важность значения различных психических травм, реактивных моментов в возникновении пресенильного психоза указывалось всеми авторами, которые занимались изучением этих психозов.

Другой существенной причиной в развитии пресенильных психозов является общесоматическое состояние — климакс, изменения в сердечно-сосудистой системе и пр. Конечно, понятие «климакс» выходит далеко за рамки «общесоматического состояния», но мы рассматриваем климакс как один из факторов, могущих ослабить нервную систему.

Исходя из положения, что климакс является одной из причин возникновения психоза, мы провели лечение половым гормоном группы женщин с различными формами пресенильного психоза. Результаты терапии приведены в отдельном сообщении.

Не рассматривая в настоящее время вопрос о патогенезе пресенильных психозов, мы должны заметить, что терапия пресенильного психоза в каждом конкретном случае должна учитывать патогенетические особенности заболевания.

Новые, так называемые нейрорептические, вещества (резерпин или серпазил, гевдон и др.) вначале применялись в терапевтической клинике как средства, понижающие кровяное давление при гипертонической болезни.

Большинство зарубежных психиатров считает, что резерпин даст благоприятные результаты при лечении больных с выраженными состояниями психического возбуждения, независимо от причины их возникновения. Благоприятный эффект получен при депрессивных и тревожно-депрессивных состояниях.

Что касается лечения резерпином пресенильной депрессии, то, по сообщению Глоба и Гиппиуса (Glob, Hippus, 1955), из 26 больных инволюционной депрессией у 13 больных состояние улучшилось настолько, что они были выписаны; у 8 больных отмечено внутрибольничное улучшение, и у 5 больных лечение эффекта не дало.

Мы применяли лечение резерпином (серпазилом) и гендоном (аналог резерпина) 14 больных пресенильным психозом (8 с депрессивной и 6 — с бредовой формой). Приводим конечные результаты терапии.

При депрессивной форме пресенильного психоза			Резерпин	Гендон
Практическое выздоровление	.	.	4	1
Улучшение	.	.	1	1
Без эффекта	.	.	—	1
Всего	.	.	5	3
При бредовой форме пресенильного психоза				
Практическое выздоровление	.	.	3	1
Улучшение	.	.	1	—
Без эффекта	.	.	1	—
Всего	.	.	5	1

При более детальном анализе результатов лечения необходимо выделить некоторые особенности, которые должны быть учтены при выборе лечения больных пресенильным психозом для получения наилучшего терапевтического эффекта. Нужно сказать, что наш клинический материал был неоднороден не только по форме, но и по давности заболевания, которое по своей длительности зачастую является не менее важным фактором, чем форма болезни. Наилучшие результаты терапии наблюдались у больных с небольшой длительностью заболевания.

Больная X—ва, 48 лет. Диагноз: пресенильный психоз (бредовая форма). Больна с февраля 1957 г. Заболевание возникло после ряда семейных неприятностей. У больной началось нарушение сна, она перестала справляться с работой. Появились бредовые идеи преследования, по поводу которых обращалась в райком, в милицию.

С 3 IV по 9 IV 1957 находилась в психоневрологическом стационаре с диагнозом инволюционный психоз. 9 IV была переведена в психиатрическую больницу им. Балинского. В больнице подозрительна, тревожна, высказывает бредовые идеи преследования (на работе за ней следят вредители, даже шпионская шайка, и т. д.). Опасается, что ее могут отравить, убить. Заявляет, что ей привили сифилис, чуму, рак. Высказывает бредовые идеи воздействия (по ночам что-то наливают в половые органы, в прямую кишку). Имелись слуховые галлюцинации — слышала голоса, угрожающие ей, казалось, что служащие узнают ее мысли. Настроение напряженное, больная инхибична, неустойчива, временами двигательного беспокойна. Спит только со сновидным. Со стороны нервной системы — вяловатая зрачковая реакция на свет. Конвергенция недостаточная. Легкий симптом Хвостека слева. Органического поражения центральной нервной системы нет. При осмотре хирурга обнаружены два геморроидальных узла в области анального отверстия без явлений воспаления и тромбоза. Месячные регулярные; артериальное кровяное давление 110/70, 100/60.

С 28 IV по 22 VI 1957 проводилось лечение гендоном по 1—2 таблетки 3 раза в день (1 таблетка содержит около 2 мг алкалоидов растения *Rauwolfia serpentina*). В результате терапии постепенно исчезли тревога, подозрительность, больная перестала высказывать бредовые идеи. Появилась критика своего болезненного состояния. Выход из психотического состояния сопровождался явлениями астении, эмоциональной лабильности. Во время лечения гендоном отмечалось снижение артериального кровяного давления до 85/45, 60/40, по самочувствию больной было удовлетворительным. Выписана 25 VI 1957 г. без признаков психоза.

Хороший терапевтический эффект был получен при лечении резерпином больных с более длительным течением заболевания (до 1.5—2 лет), когда другие виды терапии (в частности, инсулиновая) существенно не изменяли психического состояния больных.

При применении гендона больным с такой же давностью заболевания и примерно одинаковой клинической картиной болезни получались несколько худшие результаты терапии. Наибольшая эффективность терапии наблюдалась при комбинации резерпина (гендона) с электросудорожной терапией.

Но все же наиболее хорошие результаты терапии резерпином были получены у группы больных, у которых возникновение психического заболевания могло быть связано с гипертонивным синдромом.

Ведущее значение гипертонии в возникновении психического заболевания было настолько выраженным, что зачастую возникали диагностические трудности — то ли расценивать эти заболевания как пресенильный психоз, то ли как сосудистый (гипертонический) психоз в инволюционном периоде. С нашей точки зрения, применение резерпина при подобных заболеваниях наиболее оправдано. Наблюдаемые нами два случая психоза с ведущим значением гипертонии в патогенезе психоза закончились полным выздоровлением в результате лечения резерпином.

Больная П—ва, 53 лет. Диагноз: пресенильный психоз (депрессивная форма). Повар. Больна с июля 1956 г., когда стало казаться, что на работе ей подбрасывали проволоку, веревки и др. 31 VIII 1956 поступила в психиатрическую больницу им. Баллинского. В больнице растеряна, недостаточно осмысливает ситуацию. В поведении много псевдодементного (не знает своего возраста), на большинство вопросов отвечает «не знаю, не помню». Высказывает бредовые идеи отношения и преследования (в муку подбрасывали гвозди, подсовывали лишние продукты, сырые дрова и т. д.). Имеются ложные узнавания (медсестру приняла за свою сестру). Настроение пониженное, вялая, медлительная; ест с принуждением, при кормлении сопротивляется. Временами испытывает беспричинный страх, тогда называет себя преступницей, говорит, что готова к расстрелу; из-за нее «все окружающие страдают». Спит только со сновторным. В дальнейшем состояние больной стало более тяжелым — крайняя растерянность, тревога, появились слуховые галлюцинации (голоса ругают, угрожают ей, называют симулянткой). Временами наблюдалось состояние ажитации. Пыталась залезть под кровать, упасть на пол, рвать на себе волосы. «В голове все помешалось, не знаю, что делать и чего не делать». Потеряла в весе 5 кг. Со стороны нервной системы отмечена выраженная асимметрия носогубных складок. Терапевт установил наличие у больной гипертонической болезни. На электрокардиограмме — увеличение левого желудочка с диффузными изменениями миокарда. При рентгеновском исследовании обнаружена выраженная гипертрофия левого желудочка сердца. Аорта расширена и уплотнена. Месячные отсутствуют с 1954 г. Кровяное давление 140/90, 150/90, 120/90, 120/80.

С 6 X 1956 по 3 V 1957 проводилось лечение резерпином, 1—2—3—4 таблетки 3 раза в день. В результате терапии психическое состояние больной постепенно улучшалось: уменьшение тревоги, прекращение галлюцинаций. Долгое время держалась вялостью. В дальнейшем — ровное настроение. Бреда и обманов чувств не отмечалось. Выписана без признаков психоза.

Выводы

1. Наиболее эффективно применение препаратов растения *Rauwolfia serpentina* в тех случаях психических заболеваний, патогенез которых связан с гипертоническим синдромом (гипертонической болезнью), а также при различных формах пресенильного психоза с небольшой давностью заболевания.

2. Резерпин обладает более сильным терапевтическим действием, чем гендон.

ЛИТЕРАТУРА

Hlob J., H. Hippus, Deutsche med. Wschr., № 41, 1955.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**О НАРУШЕНИИ ОТВЛЕЧЕНИЯ И НАЗЫВАНИЯ ЦВЕТА
ПРИ НЕКОТОРЫХ ОЧАГОВЫХ ПОРАЖЕНИЯХ МОЗГА**

Е. П. КОК

(Сектор неврозов и органических заболеваний нервной системы.
Заведующая — Н. А. Крышова)

В предыдущей нашей работе (1957) были изложены приемы исследования отвлечения отдельных признаков зрительно предъявляемых объектов. Речевые отчеты здоровых испытуемых после «критического» эксперимента, в котором сталкиваются признаки двух модальностей, свидетельствуют о том, что отражение во второй сигнальной системе находят только преобладающие по физиологической силе признаки. Так, например, если благодаря специальной подготовке физиологическая сила формы геометрической фигуры повышается, а ее цвета снижается, то после предъявления новых фигур испытуемый дает отчет только об их форме, но не о цвете. Можно создать условия, при которых цвета фигур (или, при другом варианте опыта, их формы) не будут названы даже при специальных вопросах после опыта.

Повышение и снижение физиологической силы одного и того же признака зависит от уровня возбудимости функциональной системы, воспринимающей данный признак и располагающей целым рядом условных связей соответственно прежнему опыту. Отсутствие ориентировочной и условной реакции на цвет предъявляемых в эксперименте фигур и, как следствие этого, невозможность назвать цветовой признак после опыта следует отнести за счет заторможенности или снижения возбудимости цветовоспринимающей функциональной системы. Наоборот, способность к отвлечению и к называнию признака можно связать с повышением возбудимости соответствующей системы.

Исследования выявляют индукционные отношения между функциональными системами, воспринимающими разные признаки одного и того же объекта.

При некоторых очаговых поражениях доминантного полушария нарушается способность подбирать объекты по определенной окраске (т. е. выделять цвет и обобщать по нему), одновременно у больного обнаруживается забывание названий цветов — цветовая амнестическая афазия. Сравнивая эти симптомы с нормальными явлениями в динамике восприятия разных признаков, можно а priori предположить, что упомянутые дефекты связаны с хроническим снижением возбудимости цветовоспринимающей функциональной системы.

Настоящая работа посвящена обсуждению этого предположения о первичности дефекта зрительного цветового восприятия в генезе нарушения обобщения по цвету и цветовой амнестической афазии.

Кажущимся противоречием высказанному взгляду может послужить способность больного различать и узнавать цвета. Однако противоречие это разрешается представлением о нарастающей степени сложности функций, выполняемых одной и той же системой.

Разные уровни деятельности системы наглядно выступают в процессе восстановления цветового восприятия после мозгового поражения, вызвавшего цветовую агнозию. Сначала больной воспринимает разноцветные объекты как однотонные, серые, различающиеся только по интенсивности. В дальнейшем постепенно восстанавливается узнавание отдельных цветов, в первую очередь красного, последними возвращаются различение и узнавание синего и зеленого.¹

Узнавание цветов в этот период замедленное, больной долго присматривается к окраске объекта, прежде чем выбирает подходящее название из предложенных исследователем. Назвать цвет самостоятельно больной не может, эта способность возвращается позднее, причем последовательность восстановления словесного обозначения отдельных цветов повторяет порядок возвращения их узнавания. В тот период, когда все цвета уже быстро опознаются, скрытые периоды речевых реакций еще значительно удлинены, особенно в отношении синего и зеленого цветов. При прочих равных условиях красный и желтый назвать легче, а белый и черный вообще не вызывает затруднений даже в период наиболее грубых расстройств цветового восприятия.

Экспериментальное исследование больного с цветовой агнозией в период неполной реституции выявляет недостаточную четкость отвращения цветового признака от предложенных объектов. Получив задание подбирать окрашенные моточки шерсти по определенному тону, больной руководствуется в своем выборе то цветом, то степенью светлости, то иными случайно совпадающими признаками. Цвет таким образом не становится отвлеченным, иначе говоря, — физиологически преобладающим компонентом комплексных раздражителей, он не может устойчиво направлять реакции больного. Происходит «соскальзывание» на обобщение по несущественным признакам, восприятие которых в нормальных условиях затормаживается благодаря индукционным отношениям между функциональными системами, соответствующими разным признакам одного и того же объекта.

В период еще более продвинувшегося восстановления цветового восприятия больной оказывается способным к отвращению конкретного цвета, но он не может ориентироваться «по цвету вообще», если предъявлены по-новому окрашенные фигуры. Следовательно, больной не способен к отвращению абстрактного цветового признака.

В качестве примера можно привести исследование больного Ак., с остаточными явлениями цветовой агнозии и с цветовой амнестической афазией. Эксперименты проводились по двигательной методике с речевым подкреплением. Обобщение по конкретному цвету больной Ак. выполнил правильно, хотя с некоторой задержкой. Закрепления положительных реакций на 2 зеленые фигуры (круг и ромб) и дифференцировки на 1 красную (круг) оказалось недостаточно для проявления обобщенных реакций на все новые зеленые и красные фигуры, как это имеет место

¹ По данным Н. С. Преображенской и Н. Н. Филимонова (1949), после черного и белого цветов первым начинает различаться красный и последним — голубой цвет. У детей дифференцирование цвета как в восприятии (раньше), так и в наименовании (позднее) вначале развивается в отношении красного и желтого цветов, а затем в отношении зеленого и синего (Истомина, 1957).

у испытуемых с нормальным цветовым восприятием. Правильные обобщенные реакции появились у больного Ак. лишь с 4-го положительного и 3-го отрицательного раздражений. В табл. 1 приведены первые правильные реакции на цветные фигуры.

ТАБЛИЦА 1

Подготовительный опыт, обобщение по цвету (зеленый—красный)
независимо от формы фигуры

Больной Ак.

Исследование № 1
(по двигательной методике
с речевым подкреплением)
13 III 1956

№ сочетания	Условный раздражитель	Длительность действия раздражения (в сек.)	Скрытый период (в сек.)	Величина условного рефлекса по рефлексометру	Величина основного рефлекса по рефлексометру	Речевое подкрепление
4	Зеленый 1 (круг)	—	0.6	17	—	Правильно.
1	Красный 1 (круг)	2.0	—	—	—	»
2	Зеленый 2 (ромб)	—	0.4	12	—	»
1	Красный 2 (ромб)	2.0	—	—	—	»
2	Зеленый 3 (треугольник) . .	—	0.8	26	—	»
1	Зеленый 4 (квадрат)	—	0.8	22	—	»
1	Красный 3 (квадрат)	2.0	—	—	—	»
1	Красный 4 (треугольник) . .	2.0	—	—	—	»
1	Красный 5 (прямоугольник)	2.0	—	—	—	»
1	Зеленый 5 (прямоугольник)	—	1.2	15	—	»

После повторной тренировки обобщения по серии «зеленый—красный» в следующий опытный день предложен «критический» эксперимент, в котором реакции испытуемого могут направляться или формой, или цветом новых фигур. Как видно из табл. 2, реакции больного Ак. определяются

ТАБЛИЦА 2

«Критический» опыт после повторного обобщения по цвету
(зеленый—красный)

Больной Ак.

Исследование № 2
15 III 1956

№ сочетания	Условный раздражитель	Длительность действия раздражения (в сек.)	Скрытый период (в сек.)	Величина условного рефлекса по рефлексометру	Величина основного рефлекса по рефлексометру	Речевое подкрепление
2	Оранжевый ромб	—	0.8	37	—	Правильно.
2	Розовая трапеция	2.0	—	—	—	»
1	Оранжевая трапеция	3.0	—	—	32	Нажмите.
1	Розовый ромб	—	1.0	20	—	Не надо нажимать.

формой фигур, а не их цветом, несмотря на специальную подготовку, повышающую, как правило, физиологическую силу любого нового цвета в условиях соревнования с формой.

После повторной тренировки дифференцирования и обобщения фигур по цвету независимо от формы проведен второй «критический» опыт с новыми фигурами. Однако и в этом случае больной Ак. оказался неспособным к отвлечению «цвета вообще». Физиологически более сильным признаком, направляющим реакции в условиях выбора, опять оказалась форма фигур, а не их цвет (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Повторный «критический» опыт после тренировки обобщения по цвету (зеленый—красный и оранжевый—розовый)

Больной Ак.

Исследование № 2
(продолжение)

№ сочетания	Условный раздражитель	Длительность действия раздражителя (в сек.)	Скрытый период (в сек.)	Величина условного рефлекса по рефлексометру	Величина основного рефлекса по рефлексометру	Речевое подкрепление
2	Лиловый параллелограмм	—	0.1	40	—	Правильно.
2	Коричневый овал	2.0	—	—	—	»
1	Лиловый овал	3.0	—	—	38	Нажмите.
1	Коричневый параллелограмм	—	1.0	35	—	Не надо нажимать.

Можно наблюдать больных с еще более сглаженными следами цветовой агнозии: больные различают и узнают цвета, они оказываются способными к отвлечению не только конкретного, но и абстрактного цветового признака. Единственным дефектом остается замедленное название некоторых цветов, обычно зеленого и синего. Иногда имеет место название одного цвета вместо другого (вербальные парафазии), причем сам больной немедленно отказывается от ошибочного слова, ищет другое и удовлетворяется только правильным ответом.

Таким образом, восстановление нарушенной функции цветового восприятия начинается с возврата способности различать и узнавать цвета, другими словами, оказывается возможным дифференцирование цветов и оживление прежних связей наиболее низких уровней. В дальнейшем возвращается функция отвлечения конкретного и затем абстрактного цветового признака.

Наконец, в последнюю очередь восстанавливается название цветов.

Как же физиологически представить себе механизм названия цвета, если воспользоваться приведенными данными исследования здоровых лиц и больных в процессе восстановления у них цветового восприятия?

По экспериментальным данным, отвлечению цветового признака соответствует стойкое повышение возбудимости цветовоспринимающей функциональной системы и выраженные индукционные отношения ее с системами, воспринимающими другие компоненты комплексных раздражителей.

Если эти условия нарушены, то несущественные признаки начинают мешать протеканию реакций или полностью определять неадекватное направление выбора (табл. 2 и 3).

Для появления слова, обозначающего тот или иной цвет, по-видимому, необходим еще более высокий уровень возбудимости функциональной системы, соответствующей конкретному цвету, которая должна обеспечить сильный, концентрированный процесс возбуждения, элективно иррадирующий в речевые системы.

При дефектности цветовых систем, например, системы восприятия зеленого цвета, возбуждение, возникающее при его предъявлении, не может быть достаточно сильным и концентрированным. Слабый процесс возбуждения иррадирует на «соседние» цветовые системы, откуда возникает импульс, распространение которого в речевые системы порождает неадекватные слова: «синий», «коричневый» и т. д.

Вербальные парафазии как бы насильно навязываются больному, вызывая его досаду. Больной прекрасно осознает стоящую перед ним задачу и настойчиво пытается ее выполнить. Личность и интеллект больного сохранены, речевых расстройств не обнаруживается, дефект носит изолированный характер. Исследование способности к отвлечению формы, величины и других признаков, а также к сложным предметным обобщениям не выявляет нарушений. Приведенные данные противоречат существующим концепциям о первичном психическом дефекте, лежащем якобы в основе цветовой амнестической афазии, и об общем снижении «абстрактности» у больных (Goldstein и Gelb, 1925).

Ряд клинических наблюдений подтверждает представление о первичном дефекте цветовоспринимающей функциональной системы в генезе цветовой амнестической афазии. Известно, что попытки больного изучить названия цветов не приводят к успеху. С другой стороны, тренировка в дифференцировании и отвлечении цветов вызывает уменьшение амнестических явлений в отношении их словесных обозначений. Так, после длительной тренировки больного Ак. по дифференцированию красного и зеленого цветов выяснилось, что оба эти цвета больной называет почти с такой же скоростью, как белый (1.0—2.0 сек). Эффект тренировки особенно убедителен потому, что зеленый цвет, как указывалось выше, принадлежит к наиболее «трудным», спонтанное восстановление его названия обычно задерживается.

Клинические данные не противоречат представлению о снижении возбудимости как основе дефекта цветовоспринимающей системы. Наблюдения над больными свидетельствуют о том, что общее повышение тонуса корковой деятельности в результате эмоционального или лекарственного воздействия приводит к временному улучшению деятельности цветовой системы. Больной оказывается способным к реакциям, недоступным для него в обычное время. Это возможно лишь при функциональном «блоке» деятельности, т. е. при снижении возбудимости в системе. Само по себе замедленное называние цветов свидетельствует о том же: словесная реакция может осуществиться, но для нее требуется более длительное воздействие раздражителя.

Выводы

1. Восстановление цветового восприятия после очагового поражения мозга, вызвавшего цветовую агнозию, проходит ряд этапов: 1) различение и узнавание цветов, 2) способность к отвлечению цветового признака, 3) называние цвета.

2. Патофизиологической основой дефектности цветовоспринимающей системы является снижение ее возбудимости.

ЛИТЕРАТУРА

- Истомина З. М., Докл. Акад. мед. наук РСФСР, № 2, 1957.
Кок Е. П., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VI, 1957.
Преображенская Н. С. и И. Н. Филимонов, сб. «Цитоархитектоника коры большого мозга человека», Медгиз, М., 1949.
Goldstein K. und A. Gelb, Dtsch. Ztschr. f. Nervenheilkunde, Bd. 83, H. 4—6, 1925.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**К ВОПРОСУ О КЛИНИКО-ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ИССЛЕДОВАНИИ
ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ СФЕРЫ БОЛЬНЫХ С РЕАКТИВНЫМ ПСИХОЗОМ**

Л. А. ЛИПСКАЯ

(Психиатрический сектор. Заведующий — В. К. Федоров)

Изучение эмоций душевнобольных имеет очень большое значение: при диагностике, выборе терапии, трудоустройстве нередко приходится считаться с состоянием эмоциональной сферы. Однако метод клинического наблюдения, которым пользуются до настоящего времени для оценки яркости, живости и адекватности эмоций душевнобольных, далеко не всегда достаточен. Еще И. А. Сикорский писал, что для распознавания эмотивного состояния необходимо исследовать все, что имеет отношение к чувству, а именно: мимику, жест, дыхание, пульс, кровяное давление и т. д. (Сикорский, 1910).

Многочисленные наблюдения над влиянием эмоциональных переживаний на функцию вегетативной нервной системы были научно обоснованы благодаря работам И. П. Павлова, а также работам К. М. Быкова (1947) и М. К. Петровой (1955), которым удалось показать, что эмоции — это результат объединенной деятельности всего головного мозга и что под влиянием функциональных срывов могут наступать тяжелые соматические нарушения. Естественно возникает вопрос, нельзя ли наряду с клиническим обследованием путем изучения реакций вегетативной нервной системы получить дополнительные данные, характеризующие состояние эмоциональной сферы душевнобольных. Исследованием функции вегетативной нервной системы при психозах занимались и продолжают заниматься многие психиатры. В. Н. Мясищев и А. Г. Панов (1936) изучали вегетативные функции при нервных заболеваниях. Н. Г. Гардштейн (1955) — при реактивных депрессиях, Л. Б. Гаккель, И. А. Молоткова и Н. М. Трофимов (1957) — у больных олигофренией. Группа французских психиатров (Delay, Lainé, Puesch et Clavreul, 1953) занималась исследованием вегетативной и кровеносной систем при эмоциональном шоке, который использовался ими как терапевтическое средство.

Наблюдая за изменениями функций сердечно-сосудистой и дыхательной систем в период проведения с больными целенаправленной беседы, мы пытались выяснить характер эмоциональных реакций при различных психотических состояниях и на разных этапах заболевания. Любое, не только экспериментальное, но и клиническое обследование душевнобольных сопряжено с большими трудностями. Приходится учитывать не только крайне изменчивое психическое состояние, но и отношение больного к экспериментатору, к обстановке, к методу исследования и т. д. Изучение эмоциональной сферы требует в этом отношении особенной осторожности. При обследовании больных мы пытались, насколько это

возможно, учесть все эти условия. Мы предварительно устанавливали контакт с больными, большинство из них находилось под нашим непосредственным наблюдением. Перед началом исследования, насколько это возможно, больным разъяснялось значение его. Следует отметить, что сравнительно у небольшого числа больных наблюдалась выраженная ориентировочная реакция. Во время обследования больным задавались вопросы индифферентного характера, чередовавшиеся с вопросами, связанными либо с травмирующей ситуацией, либо с патологическими переживаниями больных. При этом исследовался пульс, измерялись артериальное давление, потливость, записывались плетизмограмма и дыхание. Мы регистрировали ответы больных, их мимику, жесты, отмечали отношение к эксперименту. При такого рода исследованиях обычно пользуются ассоциативным экспериментом. Мы же заменили его целенаправленной беседой, следуя принципу приблизить исследование к возможно более естественной обстановке, а словесный эксперимент никак нельзя назвать обычным способом общения. Необходимость отвечать быстро, кратко создает не только у больного, но и у здорового человека известное напряжение. Кроме того, как это подтверждается исследованием Н. Г. Гарцштейн (1955), под влиянием анамнестической беседы на тему о конфликтной ситуации изменения со стороны сердечно-сосудистой системы были значительно глубже, чем при ассоциативном эксперименте.

Мы обследовали 85 больных с различными формами заболеваний. Большинство из них исследовались повторно. В качестве контрольной группы было обследовано 8 человек здоровых. В настоящем сообщении мы остановимся лишь на тех данных, которые были получены при изучении 38 больных реактивным психозом. Сравнительная кратковременность заболевания, почти всегда благоприятный исход, позволили у большинства больных проследить особенность эмоциональных реакций в динамике от начала заболевания до выздоровления. Клинические изменения у этой группы больных различны, полученные данные также довольно многообразны, вследствие чего трудно дать им общую характеристику. У больных с диагнозом реактивный психоз наблюдались ярко выраженные истерические симптомы (мутизм, пуэрилизм, псевдодеменция). Повторные обследования этих больных показали, что параллельно с изменением клинических проявлений значительно изменяется и интенсивность эмоциональных реакций. Приводим некоторые данные.

Психическое заболевание больной Ю—ко возникло непосредственно после ссоры с сестрой из-за комнаты. Больная совершила суицидную попытку, после чего и была направлена в психиатрическую больницу с явлениями мутизма. В период пребывания в больнице у больной наблюдалось сниженное настроение и мутизм, никаких органических нарушений со стороны центральной нервной системы обнаружить не удалось. Контакт с больной осуществлялся при помощи письма. Вопросы, связанные с травмирующей ситуацией, вызвали у нее значительное учащение пульса и повышение артериального давления, дыхание стало настолько беспорядочным, что подсчет его оказался невозможным:

	Пульс	Артериальное давление	Примечание
Индифферентный вопрос	82	85	—
Конфликтный вопрос	98	105	Плачет.
Индифферентный вопрос	84	90	—
Конфликтный вопрос	103	98	На глазах слезы.

Через два дня речь у больной восстановилась, настроение было пониженным. Во время исследования больной задавались аналогичные по содержанию вопросы, но поставлены они были в несколько иной форме. При этом обследовании реакции со стороны нервной системы выражены были значительно меньше:

	Пульс	Артериальное давление	Примечание
Индифферентный вопрос	72	85	—
Конфликтный вопрос	80	95	Легкая двигательная реакция.
Индифферентный вопрос	76	90	—
Конфликтный вопрос	82	85	—

Дыхание оставалось спокойным. Ответы больной были правильны по форме, достаточно обстоятельны.

Аналогичные данные мы получили и при обследовании другой больной с явлениями мутизма. Повторные исследования указанных больных проводились через короткий промежуток времени, конфликтная ситуация оставалась прежней, и в клинической картине, за исключением восстановления речи, изменений не произошло. Все это заставляет предполагать, что ограниченное по локализации, но достаточное по интенсивности торможение положительно индуцирует нижележащие отделы головного мозга, вызывая интенсивные реакции со стороны вегетативной нервной системы. При ослаблении этого торможения (клинически — при восстановлении речи) эти реакции значительно снизились. Ослабление эмоциональных реакций на высоте заболевания при сохранении травмирующей ситуации мы наблюдали и у больных с пuerилизмом.

Психическое заболевание у больной В. в форме реактивной депрессии с явлениями пuerилизма и псевдодеменции развилось в связи с тяжелой для нее ситуацией, которой предшествовал ряд истощающих факторов. Больная длительно находилась на стационарном лечении, по мере улучшения состояния выписывалась, но, попав в прежние неблагоприятные для нее условия, вновь госпитализировалась в связи с обострением заболевания. Клиническая картина психоза видоизменялась главным образом в сторону углубления депрессии, симптомы пuerилизма оставались стойкими. Эта больная исследовалась нами многократно на различных этапах заболевания. Мы беседовали с ней на тему, связанную с психической травмой, а также задавали вопросы, не связанные с конфликтной ситуацией, говорили о семье, о предстоящей выписке. Результаты получили следующие:

	Пульс	Артериальное давление	Примечание
Индифферентный вопрос	76	80	Плачет.
Конфликтный вопрос	80	85	Улыбается.
Индифферентный вопрос	72	85	—
Вопрос о семье	88	105	Двигательное беспокойство.

Ответ больной на вопрос, связанный с конфликтной ситуацией, носил нелепый характер, внешние проявления были неадекватны.

Одним из основных критериев при диагностике реактивных психозов является адекватность и яркость эмоциональных реакций, отражение

травмирующей ситуации в картине заболевания. У больной В. на высоте заболевания интенсивность эмоциональных реакций на травмирующую ситуацию снижалась, они становились неправильными, тогда как вне конфликтных переживаний они были достаточно ярки. Несмотря на указанную атипичность, диагноз реактивный психоз был бесспорен, поскольку клиническая картина в целом была достаточно характерной. Мы наблюдали больных с затяжным течением депрессий, у которых в процессе раз-

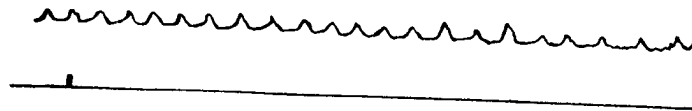


Рис. 1. Влияние эмоционального раздражителя на дыхание в период глубокой депрессии (больная Я.).
Сверху вниз: дыхание; отметка раздражителя.

вития заболевания симптомы, типичные для психогений, исчезали и появлялись новые, необычные для данного психоза, что крайне затрудняло диагностику. Приводим одно из таких наблюдений.

Больная Я., 25 лет, направлена в психиатрическую больницу после многократных суицидных попыток. В продолжение последних 3 лет, предшествующих заболеванию, больная, по ее просьбе, подвергалась повторным пластическим операциям, результаты которых ее не удовлетворяли. Больной длительно приходилось ходить с повязкой на лице, скрывать операции от окружающих, что при ее общительности и вместе

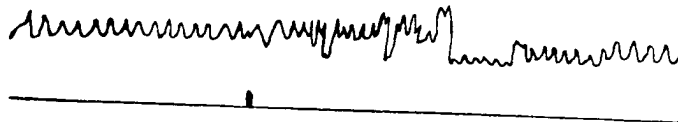


Рис. 2. Влияние эмоционального раздражителя на дыхание по выздоровлении (больная Я.).
Обозначения те же, что на рис. 1.

с тем сензитивности было очень затруднительно. Незадолго до заболевания больная перенесла тяжелый личный конфликт и в состоянии глубокой депрессии была направлена в стационар. Помещение в больницу переживала тяжело. Относительный контакт с больной был возможен лишь в первые дни пребывания в больнице, в дальнейшем на фоне выраженной депрессии у больной наблюдался негативизм, двигательная заторможенность: она подолгу простаивала в одной и той же позе, при обращении к ней отворачивалась от собеседника, отвечала резко, проявляла грубость и в отношении к матери. Была бездеятельна, за собой не следила, ни с больными, ни с персоналом в контакт не вступала. Во время исследования первые дни пребывания в больнице на вопрос, связанный с конфликтной ситуацией, больная давала эмоциональную реакцию, сопровождающуюся учащением пульса и изменением дыхания. При дальнейших исследованиях на высоте заболевания больная сидела отвернувшись, отвечала одним словом «нет», «не хочу» и т. д. — ни учащения пульса, ни повышения артериального давления при упоминании о конфликте уловить не удалось. Частота и ритм дыхания не изменялись (рис. 1). Параллельно с улучшением состояния эмоциональные и вегетативные реакции становились ярче (рис. 2). Отвечала больная охотно, обстоя-

тельно. По выздоровлении рассказала о своем отношении к исследованию, к окружающим в период тяжелой депрессии. Больная сообщила, что беседа даже на конфликтную тему ее «не трогала», что она ко всему относилась «машинально», все ей казалось «формальным», вызывало раздражение.

Аналогичные данные мы получили при обследовании других больных с затяжными реактивными депрессиями. Так, больной В—в, психическое заболевание которого возникло после трагической смерти жены и депрессия у которого носила затяжной характер, на высоте заболевания также обнаруживал негативизм, отрицательное отношение к окружающим, был недоступен для контакта. В острый период заболевания при упоминании о психической травме у больного наблюдалось незначительное снижение кровяного давления (со 130 до 125 мм рт. ст.) и незначительное учащение пульса. Изменений в плетизмограмме отметить не удалось.

С аналогичным вопросом мы обратились к больному при обследовании в день выписки его из больницы, при этом мы наблюдали учащение пульса на 12 ударов в минуту и повышение артериального давления на 10 мм рт. ст. Изменения отмечались и в плетизмограмме.

Яркость и интенсивность эмоций на определенном этапе заболевания у этих больных ослабевают, травмирующая ситуация становится индифферентной, а потому, естественно, и не отражается в картине заболевания. Можно предполагать, что эта индифферентность является результатом значительного ослабления корковой деятельности. Эта слабость достигает глубокой степени, при которой активные реакции и живая связь с окружающим становятся невозможными. Заболевание, как бы отрываясь от болезнетворного фактора, развивается по иному пути, и в картине заболевания появляются симптомы, выходящие за грани психогенных, что в значительной степени затрудняет диагностику. Однако в указанных случаях эти нарушения высшей нервной деятельности остаются функциональными, и несмотря на длительность и тяжесть заболевания можно с уверенностью говорить, что в данном случае имеется реактивный психоз.

Как мы уже указывали, изменения эмоциональной сферы у больных с реактивными психозами крайне разнообразны. Так, при исследовании больных с психогенными параноидом и галлюцинозом интенсивность эмоциональных реакций на патогенную ситуацию у большинства больных оставалась более стойкой в течение всего периода заболевания. Однако и у этих больных наблюдались различные варианты.

У больной П. отмечали зрительные и слуховые галлюцинации, содержание которых совершенно отчетливо отражало травмирующую ситуацию. Обильные и чрезвычайно яркие галлюцинации определяли поведение больной, ее отношение к окружающим. Во время беседы вопрос о галлюцинациях вызвал яркие эмоциональные реакции. При упоминании о детях, судьба которых ее должна была тревожить, больная оставалась спокойной, равнодушной, никаких отчетливых реакций со стороны сердечно-сосудистой и дыхательной систем обнаружить не удавалось. Следует учесть, что интересы семьи, забота о детях всегда были в центре ее внимания и заполняли всю ее жизнь. Не вызвал эмоциональной реакции и вопрос, непосредственно связанный с психической травмой, в связи с которой и развился психоз. Улучшение наступало постепенно, появился некоторый интерес к окружающему. Наличие галлюцинаций больная категорически отрицала, однако поведение ее заставляло еще предполагать их наличие. И действительно, исследование обнаружило, что вегетативные реакции на вопросы, связанные с галлю-

цинациями, оставались еще яркими. По мере выздоровления изменялся и характер эмоциональных реакций, вопрос о детях, о семье вызывал у нее вполне адекватные переживания, тогда как при упоминании об обманах чувств, так волновавших ее, она оставалась спокойной. Как отметила сама больная после выздоровления, окружающая обстановка, семья, неразрешившаяся конфликтная ситуация ее не интересовали, не вызывали ни положительных, ни отрицательных чувств. Все внимание ее было сосредоточено на исключительно ярких и интенсивных галлюцинаторных переживаниях, которые воспринимались ею как действительность. Изменение эмоциональных реакций у больной П. в период выраженных психических нарушений характеризуется ослаблением их на адекватные раздражители, тогда как на интенсивные болезненные переживания они были чрезвычайно яркими.

Приведенные примеры далеко не исчерпывают всех особенностей состояния эмоциональной сферы больных реактивными психозами, они исключительно разнообразны. Следует отметить, что у сравнительно небольшого числа больных, находившихся под нашим наблюдением, можно было отметить известное постоянство реакций в смысле их яркости и доступности, а ведь это является основным критерием для диагностики. Мы убедились, что при повторных исследованиях на различных этапах заболевания можно уловить значительные колебания в состоянии эмоциональной сферы, от легких до очень глубоких степеней ослабления, что делает заболевание атипичным, однако при реактивных психозах эти нарушения носят функциональный характер.

Клиническое наблюдение в совокупности с параллельным исследованием функции вегетативной нервной системы в период проведения целенаправленной беседы мы рассматриваем как одну из форм углубленного клинического обследования душевнобольных. Такого рода комбинированное исследование помогает с большей объективностью судить о состоянии эмоциональной сферы психических больных, особенно в тех случаях, когда это не удается установить клиническими методами исследования.

Повторное исследование больных с затяжным течением реактивной депрессии на различных этапах заболевания показывает, что эмоциональная сфера может претерпевать глубокие изменения, вследствие чего клиническая картина становится атипичной.

Основным критерием при диагностике реактивных психозов является адекватность, яркость и доступность эмоциональных переживаний, но, как показали наши наблюдения, этот критерий не всегда может быть использован, так как глубокие нарушения высшей нервной деятельности в значительной степени видоизменяют клиническую картину заболевания.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, М.—Л., 1947.
 Гаккель Л. Б., И. А. Молоткова и П. М. Трофимов, Журн. высш. нервн. деят., т. VII, в. 4, 1957.
 Гарцштейн Н. Г., Тр. Инст. высш. нервн. деятельности, сер. патофизиол., т. I, 1955.
 Мясницев В. Н. и А. Г. Паниов, сб. «Вегетативные функции при нервных заболеваниях» (Тр. Инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева, т. VI), Медгиз, Л., 1936.
 Петрова М. К. О роли функционально ослабленной коры головного мозга в возникновении различных патологических процессов в организме. Медгиз, М., 1955.
 Сикорский П. А., Психиатрия, Киев, 1910.
 Delaury J., B. Lainé, J. Pucsch et J. Claveuil, L'encéphale, t. XLII, № 4, 1953.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ПАТОЛОГИЯ КОРКОВОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
ПРИ ОРГАНИЧЕСКИХ ЗАБОЛЕВАНИЯХ ГОЛОВНОГО МОЗГА
С НЕВРОТИЧЕСКИМИ И ПСИХОПАТИЧЕСКИМИ НАРУШЕНИЯМИ**

В. К. ФЕДОРОВ

(Психиатрический сектор и Кафедра психиатрии
Ленинградского санитарно-гигиенического медицинского института.
Заведующий — В. К. Федоров)

Современное учение о неврозах начинается с работ Бирда (Beard, 1880, 1883), описавшего неврастению, Шарко (Charcot et Richer, 1889), обобщившего богатые сведения об истерии, Жане (Janet, 1903), выделившего психастению. И. П. Павлов, знакомясь с клиникой неврозов в 1930—1936 гг., дал физиологическое обоснование для выделения названных, трех неврозов.

Учение о психопатиях наиболее полно было представлено П. Б. Ганнушкиным (1933). Изучение психопатий с позиций павловской физиологии больших полушарий головного мозга позволяет в настоящее время рассматривать их тоже как неврозы, но развивавшиеся при наличии определенных особенностей личности, зависящих от крайней неуравновешенности или крайней слабости типа высшей нервной деятельности.

Можно считать общепризнанной психогенную этиологию неврозов, но не следует упускать из виду и частую суммацию психогенных факторов с иными, чаще всего с соматогенными. Однако невротические нарушения не являются исключительной принадлежностью неврозов, они развиваются при многих психозах с иной этиологией, имея среди них не меньшее распространение, чем маниакальный, кататонический, депрессивный и прочие синдромы: известна неврастеническая фаза в начале прогрессивного паралича, неврастеническая форма сифилиса мозга, поздняя истерия среди инволюционных психозов, истерические и неврастенические нарушения в начале шизофрении.

Травматические заболевания головного мозга особенно полно включают в себя невротическую симптоматику. Наличие органических и функциональных нарушений после коммоций и контузий привело клиницистов к разделению на два лагеря. К сторонникам органической природы этих заболеваний относятся Эриксен (Erichsen, 1867), усматривавший причину нарушений при сотрясениях спинного мозга в множественных мелких кровоизлияниях, и Оппенгейм (Oppenheim, 1889), предполагавший молекулярные изменения вещества мозга в основе «травматического невроза». К сторонникам функциональной природы этих заболеваний относятся Моэли (Moeli, 1881), усматривавший причину невротических нарушений в психическом потрясении, обычно сопровождающем физическую травму, Шарко (Charcot, 1887), не отличавший истерические на-

рушения после травмы мозга от обычных проявлений невроза, Форстер (Foerster, 1929), подчеркивавший установочное поведение этих больных, Кречмер (1923), установивший механизмы фиксации их аффективных реакций, Блейлер (1922), расценивавший поведение этих больных как «бегство в болезнь», Штрюмпель (Strümpell, 1888), предложивший называть эти заболевания «рентным неврозом».

Во время и после второй мировой войны многие советские психиатры разделяли мнение о функциональной природе посттравматических нервных нарушений, но в дальнейшем перевес взяло органическое направление. Возникшая тенденция локализовать в различных отделах головного мозга невротические и психические нарушения получила наибольшее развитие в работах А. С. Шмарьяна (1950). Дифференцированное рассмотрение клинических картин посттравматических нарушений сменилось обобщенным обозначением их термином «травматическая энцефалопатия», которая включила в себя смесь разнообразнейшей симптоматики: апатия, раздражительность, вялость, аффективная взрывчатость, бред отношения, сумеречные состояния, эпилептиформные припадки, явления слабоумия и т. д. (Гуревич, 1949; Гиляровский, 1954, и др.). Против введения этого слишком обобщенного понятия высказывались В. Н. Мясичев (1950), И. Я. Раздольский (1956) и многие другие.

Очевидно, вопрос о сочетании органических и функциональных нервных нарушений при травматических заболеваниях представил большую трудность для клиницистов, недостаточно вооруженных данными по физиологии больших полушарий головного мозга. Действительно, используя эти данные, С. Н. Давиденков (1949) смог удачно расшифровать механизмы возникновения истерической симптоматики в результате травмы головного мозга.

Мы поставили своей задачей проследить, в каких клинических формах могут развиваться невротические нарушения при органических заболеваниях головного мозга, при его травматических повреждениях и при энцефалитах и чем отличаются эти невротические нарушения от таковых при неврозах с психогенной этиологией. За 15 лет мы обследовали значительное количество больных, обнаруживающих невротические нарушения после закрытых травм черепа (около 600) и после перенесенных энцефалитов (60), находившихся в разных стационарах. Последние три года эти больные особенно тщательно обследовались в психиатрической клинике ЛСГМИ сотрудниками Л. И. Ушаковой и В. И. Кушке. Наши наблюдения относятся к позднему и отдаленному периодам после травмы и после острого периода энцефалита.

Изучая клинические картины заболеваний, вызванных травмой головного мозга, мы встретили симптоматические варианты, соответствующие всем неврозам — неврастении, истерии и психастении.

Неврастеническая форма травматического заболевания головного мозга, так же как и при одноименном неврозе, представлена двумя вариантами, соответствующими возбудимой и астенической формам неврастении.

Для той части больных, которые относятся к возбудимому варианту, характерны обычные неврастенические жалобы на ощущение сдавливания черепа, головную боль, которая усиливается при всякой попытке сосредоточить на чем-либо внимание. Повышенная утомляемость, снижение памяти и работоспособности мешают в работе, больные редко удерживаются подолгу на одном месте работы. Ночной отдых не обеспечивается тревожным

поверхностным сном с кошмарными сновидениями. Настроение неустойчивое, большие раздражительны; стараясь избегать конфликтов, чувствуют себя постоянно в напряженном состоянии, уклоняются от разговоров. «Не хочется видеть мир, все раздражает», — жаловался один из них. Очень редко у некоторых больных наблюдаются аффективные взрывы, сопровождающиеся сужением и затемнением сознания, что для неврастений нехарактерно, конечно, ни в какой степени.

Больные, относящиеся к астеническому варианту, тоже страдают головной болью, нарушением сна и т. д., но на первый план у них выдвигается повышенная утомляемость, снижение работоспособности, памяти, пониженное, у некоторых даже угнетенное настроение. Возможны мысли о самоубийстве, но попыток к осуществлению мы не наблюдали. В очень редких случаях у сильно астенизированных больных возможны приступы патологической сонливости, подобные нарколепсии.

Истерическая форма органического заболевания головного мозга после его травмы включает в себя почти всю известную из клиники невротических истерическую симптоматику: функциональные параличи, парезы, анестезии, слепоту, глухоту, афонию, глухонмоту, гиперкинезы, истерические припадки и т. д. Функциональный характер всех этих симптомов проявляется не менее демонстративно, чем при неврозах. Мы наблюдали симптомы, аналогичные «астазии-абазии», например при ограничениях движений в конечностях: больной при вертикальном положении туловища (стоя или сидя) может поднять плечо лишь до 90° , а в горизонтальном положении (лежа) вдруг оказывается способным поднять это же плечо на 180° , т. е. торможение оказывалось приуроченным лишь к определенному положению туловища. Либо это же ограничение движения больной преодолевает, манипулируя с тяжелым мячом, который ему надо переложить из больной руки в здоровую, пронеся над своей головой. Много аналогичных примеров можно привести и в отношении нарушений осязания, зрения, слуха.

Функциональная глухонмота (сурдомутизм) чаще всего развивается при закрытых травмах головного мозга, полученных в обстановке войны. Для этой формы характерна длительная иррадиация торможения в больших полушариях головного мозга, препятствующая обычной компенсации этого недостатка повышенным вниманием к окружающему и выразительностью собственных внешних проявлений. Напротив, эти больные обычно вялы, неподвижно сидят, смотрят мимо собеседника и подчеркивают свое непонимание при всяком обращении к ним.

В истерических припадках, развившихся после травмы в боевой обстановке, нередко к обычному судорожному разбрасыванию конечностей прибавляется выкрикивание слов команды.

Психастеническая форма травматического заболевания головного мозга встречается реже других невротических форм. При ней на общем фоне утомляемости, забывчивости, снижения работоспособности особенно выдвигаются навязчивые движения, повторения слов, навязчивые сомнения (проверка закрытых дверей и т. п.), страхи перед ездой в трамвае или поезде, ипохондрические страхи — перед остановкой сердца, прекращением пищеварения, потерей мочи, кала и т. д. Иногда встречается и симптом неполноты переживаний в виде ощущаемой больным тусклости восприятия окружающего и собственных чувств.

К рассмотренным невротическим формам мы считаем необходимым добавить группу травматических заболеваний головного мозга с психопатическими нарушениями. Относящиеся к этой группе больные харак-

теризуются крайней неуравновешенностью, несдержанностью, взрывчатостью реакций, приводящих их к постоянным неприятностям, ссорам, агрессивности. Недисциплинированность, разнузданность, вымогательство, пьянство — основные черты их поведения. Это не мешает им считать себя борцами за справедливость, «режущих правду в глаза», жертвами бюрократизма и т. п. Многие из них входили в сборную группу «травматиков», волна которых прокатилась после второй мировой войны. Они терроризировали работников амбулаторий, требуя к себе особого отношения и устраивая громкие скандалы. Обычно эти больные либо высказывают неврастенические жалобы, либо еще чаще проявляют истерические симптомы.

Все эти невротические и психопатические нарушения проявляются на фоне симптомов органического поражения головного мозга. Однако неврологические нарушения в отдаленном периоде после закрытых черепно-мозговых травм хотя и разнообразны, но не постоянны. Наряду с повышением рефлексов, тремором и вегетативными расстройствами, наблюдающимися и при неврозах, нередко встречаются асимметрии в иннервации лицевых мышц (особенно носо-губных складок и углов рта), неравномерность сухожильных рефлексов и другие симптомы перекрестных органических нарушений. Существенное значение имеют данные электро- и пневмоэнцефалографии, показывающие более или менее выраженные изменения биоэлектрической активности на разных участках головного мозга, явления атрофии коры больших полушарий или подкорки, водянку мозга и т. п. Впрочем, диагностическое значение каждого из перечисленных признаков не очень убедительно, они приобретают значение лишь в совокупности.

Мы считаем, что невротические и психопатические состояния могут быть прямым следствием физической травмы головного мозга. Психогенная обусловленность этой симптоматики при неврозах в данном случае заменяется ослабляющим действием на нервную систему механических повреждений, т. е. фактором, несравненно более мощным, при котором суммации с возможными острыми психическими потрясениями в момент травмы нельзя приписывать сколько-нибудь серьезное значение. В ясных случаях у субъекта, прежде не страдавшего неврозом, невротические нарушения начинаются после острого периода травматического заболевания и могут продолжаться в отдаленном периоде. Если эти нарушения начинаются спустя значительный срок после травмы, приходится думать о большей зависимости их от психогенных факторов. Наличие невроза или психопатии до травмы позволяет говорить лишь об осложнении или обострении этих болезней под действием травмы мозга.

Формы невротических нарушений при органических повреждениях головного мозга, по нашим данным, так же как и при неврозах, находятся в зависимости от особенностей типа высшей нервной деятельности: при уравновешенности обеих сигнальных систем в результате травмы невротические нарушения развиваются в неврастенической форме, а при преобладании первой сигнальной системы — в истерической форме. Психопатическая симптоматика обычно развивается у представителей безудержного типа. Однако при травматических заболеваниях эти принципы не имеют столь категорического значения, как при психопатиях и при неврозах: в некоторых случаях после травмы мозга истерическая симптоматика развивается у людей, уравновешенных в отношении обеих сигнальных систем, а психопатические нарушения могут развиваться

у людей с уравновешенными типами высшей нервной деятельности. По-видимому, органические изменения головного мозга при его травме иногда могут создавать такую неуравновешенность между сигнальными системами и между нервными процессами в больших полушариях, которая способствует развитию соответствующих патологических состояний.

Изучая клинические картины заболеваний, вызванных различными энцефалитами, мы, так же как и при травматических заболеваниях, встретили симптоматические варианты, соответствующие всем неврозам и некоторым формам психопатий. В группу изучавшихся заболеваний мы включили вирусные энцефалиты, имеющие эпидемическое распространение, — летаргический и клещевой, а также энцефалиты, развившиеся при некоторых инфекционных заболеваниях, — ревматизме, сыпном тифе, малярии, гриппе. В позднем периоде болезни не всегда удавалось уточнить происхождение энцефалита, хотя имелись достаточные доказательства его наличия по данным неврологического обследования, исследованию ликвора и пневмоэнцефалографии.

Из неврастенических нарушений при этих заболеваниях чаще всего встречаются астенические состояния: утомляемость, истощаемость при малейшем напряжении внимания, угнетенное настроение с выраженной лабильностью эмоций, нерешительность, раздражительная слабость.

Истерические нарушения крайне разнообразны. Больные требуют к себе сочувствия у окружающих, добиваются особого внимания к себе, преувеличивают свои недомогания, в их поведении выступает рисовка и нарочитая демонстративность. В ряде случаев наблюдаются функциональные параличи, анестезии, мутизм, глухота, истерические припадки. Эти клинические картины не имеют признаков, резко и постоянно отграничивающих их от таковых при истерии, тем не менее у больных с органическим поражением головного мозга удается иногда отметить меньшую яркость эмоциональных реакций, их инертность, монотонность, однообразие, меньшую зависимость истерических нарушений от психогенных факторов и их меньшую доступность внушению. Эти особенности выражены тем больше, чем больше выражены признаки органического поражения головного мозга.

Психастеническая симптоматика выявляется в снижении чувствования реального и в навязчивых состояниях. Последние не представляют специальных особенностей. Потеря яркости восприятий бывает очень демонстративной, у больных тускнеют впечатления внешнего мира и собственного организма. Например, больная заявляет: «Не чувствую себя, свой голос идет как будто из стены, как будто лежу в воздухе. Нет чувства голода и насыщения, как будто все, что я ем, куда-то проваливается. Окружающее потеряло реальность, все как в тумане, вокруг нет жизни».

Иногда у детей, пораженных энцефалитом, возникает крайне возбужденное состояние, они ни минуты не сидят спокойно, хватают окружающие предметы, бранятся, плюют, царапаются. В дальнейшем может развиваться психопатоподобное состояние, характеризующееся патологической лживостью, воровством привлекательных, а иногда и ненужных предметов, конфликтностью с резкими проявлениями агрессивности, гиперсексуальностью с половыми извращениями.

Так же как при неврозах, неврастенические и истерические формы энцефалитических нарушений определяются врожденными особенностями личности — соответствующими соотношениями между сигнальными системами. Мы намеренно не касаемся вопроса о преморбидном

преобладании второй сигнальной системы при психастенических нарушениях, так как в действительности не встретились с ним не только при органических заболеваниях, но и при психастении, которая, по нашим данным, развивается при любом соотношении между сигнальными системами. Впрочем, и истерические нарушения при энцефалитах, так же как это было сказано о травмах мозга, иногда могут развиваться у лиц, никогда не обнаруживавших особенностей художественного типа. Очевидно, энцефалиты, подобно травматическим повреждениям, после острого периода оставляют в головном мозге более или менее выраженные органические дефекты (не говоря об экономической форме, дающей паркинсонизм), поддерживающие его ослабленное состояние, в силу чего могут создаваться стабильные изменения личности больного, соответствующие тем или иным формам невротических нарушений и психопатоподобных состояний.

Отчетливость форм невротических нарушений при органических заболеваниях, давно замеченная старыми клиницистами (Даршкевич, 1917 — в отношении травматических заболеваний, и др.), требует описания клинических картин в виде форм органического заболевания, соответствующего симптоматике того или иного невроза. Введение менее дифференцированных понятий, как «травматическая энцефалопатия», «церебрастения», несколько не способствует разработке вопроса, от них необходимо избавиться, как от понятий, засоряющих науку.

За последние годы клиницисты все чаще говорят о возможности сочетания органических и функциональных нарушений в одних и тех же клинических картинах болезней (Случевский, 1957, и др.). Возможно, что для недавнего прошлого такое решение вопроса можно было бы считать прогрессивным, но для нынешнего времени оно запоздало, так как самый вопрос теперь подлежит упразднению. Исследованиями павловских лабораторий показано, что одни и те же фазы болезненного ослабления работы больших полушарий головного мозга могут вызываться разными вредными агентами, начиная от функциональных болезнетворных приемов (Федоров, 1944) и кончая экстирпациями участков мозгового вещества. Если в том и другом случаях нарушается внутреннее торможение, то в первом случае это является внешним проявлением функционального, а во втором случае — органического заболевания головного мозга. То же самое и в отношении невротических нарушений при неврозах и при органических заболеваниях головного мозга: болезненный процесс нельзя дробить на разнородные составные части. Невротические нарушения в составе неврозов являются внешними проявлениями функционального болезненного процесса, а в составе органического заболевания являются внешними проявлениями органического процесса. В том и в другом случаях невротические нарушения отражают ту степень или тот уровень, до которого ослаблена деятельность больших полушарий разными болезненными процессами, чем объясняется большое сходство при незначительных различиях невротических нарушений в составе неврозов и органических заболеваний.

ЛИТЕРАТУРА

- Блейлер. Руководство по психиатрии. М., 1922.
 Ганнушкин П. Б. Клиника психопатий, их статика, динамика, систематика. М., 1933.
 Гиляровский В. А. Психиатрия. Медгиз, М., 1954.
 Гуревич М. О. Психиатрия. Медгиз, М., 1949.

- Давиденков С. Н., сб. «Опыт советской медицины в Великой отечественной войне 1941—1945 гг.», т. 26, М., 1949.
- Даркшевич Л. О. Курс нервных болезней, т. 3. Казань, 1917.
- Кретчмер. Истерия. М., 1923.
- Мясищев В. И., Тр. III съезда невропатол. и психиатр., М., 1950.
- Раздольский И. Я., Тез. докл. 1-й Всесоюзн. конфер. нейрохирургов, Л., 1956.
- Случевский И. Ф. Психиатрия, Медгиз, М., 1957.
- Федоров В. К., Тр. Физиол. лабор. им. И. П. Павлова, т. XI, 1944.
- Шмарьян А. С., Тр. III Всесоюзн. съезда невропатол. и психиатр., М., 1950.
- Beard A. A practical treatise on nervous exhanstion. London, 1880.
- Beard A. Dtsch. Übers. v. M. Neisser, 2. Aufl., 1883.
- Charcot N., Progr. medical., № 4, 1887.
- Charcot L. et P. Richer, Nouv. iconogr. de la salpêtr., 1889.
- Erichsen P. On railway and other injurus on the nervous system. Philadelphia, 1867.
- Foerster O., Handbuch der Neurol., Bd. 2, Teil 4, 1929.
- Janet H. Les obsessions et la psychasthénie. Paris, 1903.
- Moeli B., Wochenschrift, № 8, 1881.
- Oppenheim G., Verhandl. d. deutsch. Cesellsch. f. Chir., 1889.
- Strümpell K. Über die traumatischen Neurosen. Berlin, 1888.

**ВОПРОСЫ БИОХИМИИ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

ОБМЕН НЕКОТОРЫХ ФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ
В РАЗЛИЧНЫХ СЛОЯХ ГОЛОВНОГО МОЗГА

М. Н. БАРАНОВ

(Лаборатория биохимии нервной системы. Заведующий — Г. Е. Владимиров)

В работе изучалось распределение в различных слоях головного мозга таких легко распадающихся фосфорных соединений, как АТФ и фосфокреатин, до настоящего времени в такой форме исследования не изучавшихся. Обмен этих соединений, а кроме того и фосфолипидов, исследовался по скорости внедрения радиоактивного изотопа фосфора (P^{32}) в указанные вещества, что позволяет судить об интенсивности их обновления.

Методика

Исследованию были подвергнуты слои четырех зон коры больших полушарий и коры мозжечка белых крыс.

Радиоактивный фосфор вводился подкожно в виде фосфата натрия из расчета 1.5—2.5 μ С на 1 г веса животного. Через 17 часов животное замораживалось в жидком кислороде (при анализе кислоторастворимой фракции) или обезглавливалось (при исследовании фосфолипидов).

Ввиду того что мы не нашли работ по определению лабильных фосфорных соединений в малых навесках мозгового вещества, предварительно нами была разработана новая схема анализа, которая подробно описана в предыдущей работе (Баранов, 1957). Суть ее заключается в том, что для разделения неорганического фосфора, фосфокреатина и АТФ мы применили, взяв в основу метод Беренблюма и Чейна (Berenblum a. Chain, 1938), три последовательные экстракции в изобутанол фосфора в виде фосфорно-молибденовых кислот из одной и той же порции трихлоруксусного экстракта ткани, причем 2-ю экстракцию мы осуществляли после гидролиза фосфокреатина, а 3-ю — после гидролиза АТФ.

По сравнению с методом осаждения метод экстракции имеет целый ряд значительных преимуществ, которые делают его особенно ценным при работе с малыми количествами материала. Одно из них заключается в меньшей потере вещества, что часто наблюдается в условиях микроанализа в результате недоосаждения. Другое преимущество состоит в возможности избежать ошибки при определении удельной активности соединений. Ошибка может иметь место в результате загрязнения радиоактивными веществами осадка, полученного при осаждении определяемого соединения из раствора (Ennorg a. Rosenberg, 1952). Фосфолипиды исследовались в отдельной серии опытов. Выделение липидов из ткани производилось по методу Фольча и сотрудников (Folch a. oth., 1951) с некоторыми изменениями, связанными в основном с условиями микроанализа. После сжигания хлороформного фосфора фосфолипидов из раствора осуществлялась экстракция минерализованного фосфора фосфолипидов из раствора в изобутанол в виде фосфорно-молибденовых кислот. Неорганический фосфор ткани также экстрагировался из трихлоруксусного экстракта, полученного из остатка ткани после извлечения липидов.

В изобутаноловых экстрактах фосфор определялся по методу Мартина и Доти (Martin a. Doty, 1949) с помощью микроколориметра КОЛ-52 при анализе кислоторастворимой фракции и с помощью ФЭК-М при исследовании фосфолипидов. Для развития окраски к пробам добавлялся кислый этанол и водный раствор хлористого

олова. Радиоактивность проб измерялась на торцовом счетчике после определения фосфора. Послойно анализировались четыре зоны коры больших полушарий (рис. 1): зрительная, сомато-сенсорная 1-я, двигательная, слуховая (вместе с соматической 2-й). В каждом случае, начиная от поверхности коры большого мозга, готовились 4 среза, толщиной 0.45 мм каждый. В результате срезалась исключительно кора мозга и, как правило, полностью. Только 4-й срез зрительной зоны включал и белое вещество. Начиная от поверхности коры мозжечка, также готовилось 4 среза. В этом случае первые 2 среза содержали серое вещество, 3-й включал также и белое вещество, а 4-й состоял исключительно из белого вещества.

Подробные исследования, проведенные Сюгита (Sugita, 1917), показали, что кора больших полушарий белых крыс увеличивается в толщину лишь до определенного возраста животного (20 дней) и что, с другой стороны, индивидуальные различия в толщине коры мозга и ее слоев по различным зонам не велики. Это позволило Сюгита начертить разрезы коры головного мозга, по которым можно установить толщину отдельных ее слоев в каждой зоне. На приводимых ниже рисунках, наряду с удалением срезов от поверхности, отмечается также, какие слои коры мозга входят в них.

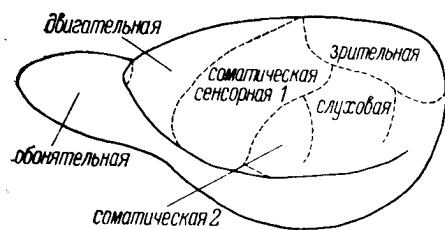


Рис. 1. Диаграмма коры головного мозга крысы. Латеральная проекция (Pore, 1952).

Результаты опытов

Для взятия малых навесок ткани срезы готовились на замораживающем микротоме. В опытах, где анализировались лабильные фосфорные соединения, для предотвращения распада последних при резке замороженный мозг предварительно фиксировался в охлажденной смеси ацетона с этанолом.

Из рис. 2 видно, что такая обработка не сказывается на содержании и удельных активностях исследованных соединений как в сером, так

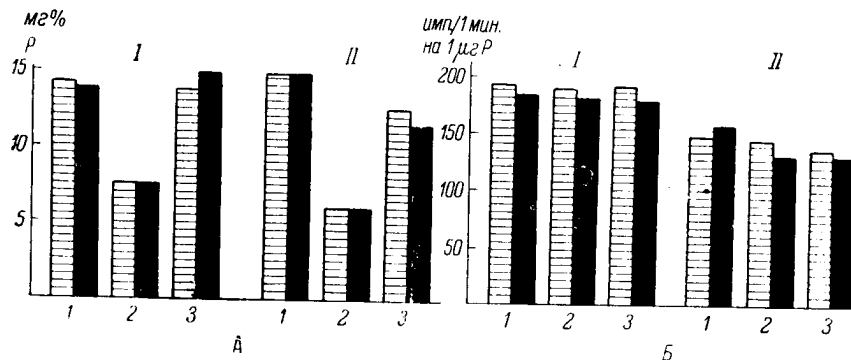


Рис. 2. Содержание (А) и удельная активность (Б) неорганического фосфора (1), фосфокреатина (2) и АТФ (3) в сером (I) и белом (II) веществах головного мозга белых крыс.

Заштрихованные столбики — нефиксированная, черные — фиксированная ткань.

и в белом веществах. В данном случае срезы не готовились, а исследовались кусочки мозгового вещества, как фиксированные, так и нефиксированные. При этом распада лабильных соединений практически не наблюдалось.

В этих опытах исследовались участки коры головного мозга (серое вещество) и белое вещество, расположенное непосредственно под корой

мозга или из области Варолиева моста. Различия оказались незначительными, но статистически достоверными. Так, по сравнению с серым веществом в белом веществе величина удельных активностей соединений оказалась ниже на 20—25% (для неорганического фосфора $P < 0.02$, для фосфокреатина и АТФ $P < 0.01$), содержание фосфокреатина ниже на 27% ($P < 0.01$), а содержание АТФ — лишь на 17% ($P < 0.05$).

В содержании неорганического фосфора различий не наблюдается. Тот факт, что фиксация не сказывается равным образом как на маломие-

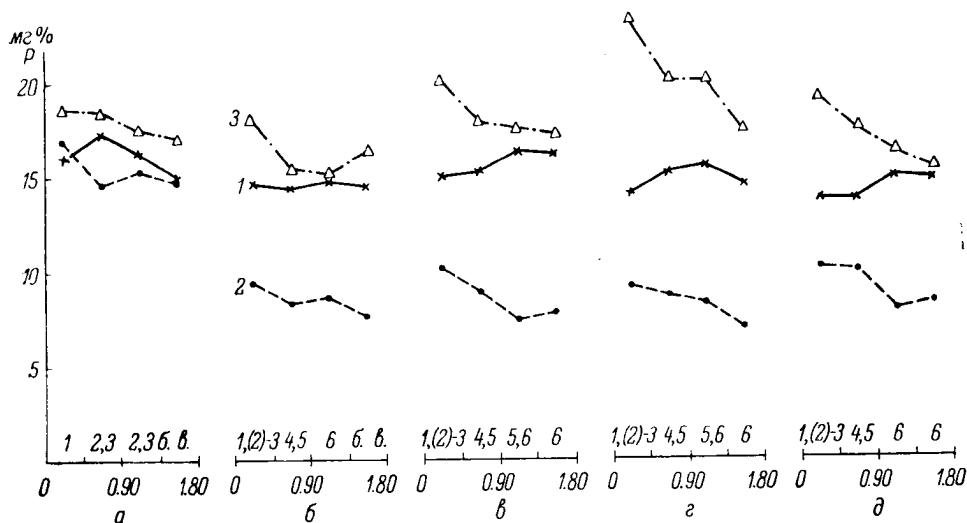


Рис. 3. Содержание неорганического фосфора (1), фосфокреатина (2) и АТФ (3) в слоях коры мозжечка и некоторых зонах коры больших полушарий.

а — мозжечок; б — зрительная, в — соматическая сенсорная 1, г — двигательная, д — слуховая зоны коры мозга. По оси абсцисс: сверху — номера слоев коры, б. в. — белое вещество; снизу — расстояние от поверхности в мм.

линизированных участках мозга (серое вещество), так и на сильномиелинизированных (белое вещество), имеет большое значение, так как исследованные слои коры больших полушарий и мозжечка отличаются между собой по содержанию миелинизированных волокон.

Результаты послойного анализа коры больших полушарий и мозжечка представлены на рис. 3, 4 и 5, на которых приведены средние данные из ряда опытов. Хотя при исследовании кислоторастворимой фракции результаты отдельных опытов часто довольно значительно отличались по абсолютным величинам, различия между слоями, отмечаемые ниже, повторялись от опыта к опыту, что позволило ограничиться 6—7 опытами для каждой зоны. Результаты анализа фосфолипидов коры больших полушарий (10 опытов для каждой из 2 исследованных зон) были подвергнуты статистической обработке. Из рис. 3 следует, что во всех зонах коры мозга содержание изученных соединений в среднем одинаково. Так, в каждой зоне для неорганического фосфора оно составляет 15 мг%, для фосфокреатина — 8.5 мг% и для АТФ — 17 мг%, что согласуется с литературными данными для больших полушарий в целом (Klein a. Olsen, 1947, Шапот и Громова, 1954). Исключение составляет двигательная зона, где обнаруживается более высокое содержание лабильного фосфора АТФ, составляющее в среднем 20 мг%. Неорганического фосфора

и АТФ в мозжечке найдено такое же количество, что и в коре больших полушарий, по количеству же фосфокреатина (в среднем 15 мг%) он значительно превосходит кору большого мозга.

Содержание макроэргических соединений (АТФ и фосфокреатин) во внутренних слоях примерно на 7 мг% Р, т. е. на 30%, ниже, чем в наружных. В зрительной зоне, а также и в мозжечке эта разница значительно меньше; в белом веществе зрительной зоны и мозжечка отмечается относительно высокое содержание указанных соединений, по величине

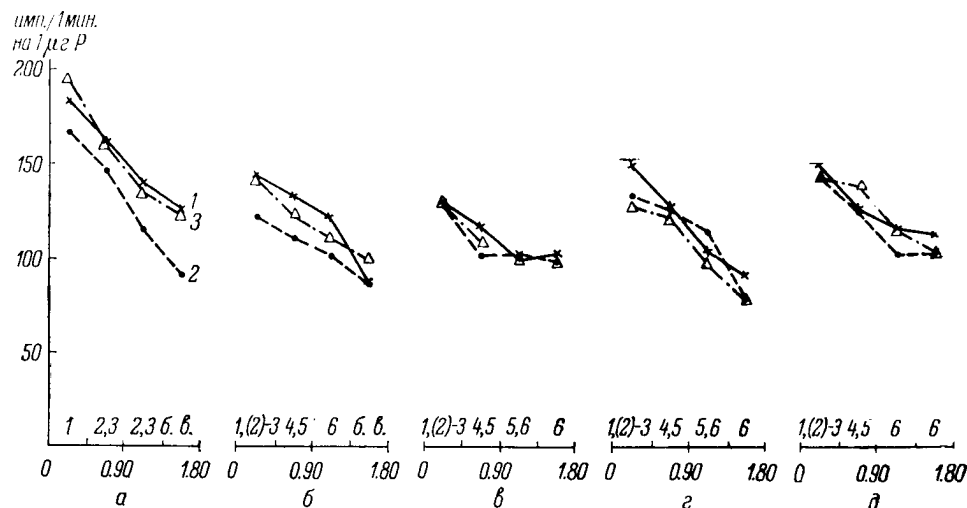


Рис. 4. Удельная активность неорганического фосфора, фосфокреатина и АТФ в слоях коры мозжечка и некоторых зон коры больших полушарий.

Обозначения те же, что на рис. 3.

мало отличающееся от такового в сером веществе. Послойные различия в содержании неорганического фосфора как в исследованных зонах коры мозга, так и в мозжечке незначительны.

Как видно из рис. 4, удельные активности неорганического фосфора, фосфокреатина и лабильного фосфора АТФ в каждом из изученных слоев коры мозга и в мозжечке практически равны между собой. Это объясняется тем, что они связаны посредством быстро протекающих обменных реакций (Klein a. Olsen, 1947; Владимиров и Рубель, 1954). Зоны коры мозга мало различаются по средним значениям удельных активностей исследованных соединений. В мозжечке же эти соединения имеют несколько более высокую удельную активность, чем в коре больших полушарий.

Как во всех зонах коры головного мозга, так и в мозжечке, наблюдается падение удельной активности исследованных соединений по мере удаления от поверхности мозга. При этом в сомато-сенсорной и слуховой зонах отмечается меньшая разница между наружными и внутренними слоями в отношении величины удельной активности. Опыты, в которых определялось загрязнение мозговой ткани более активной кровью, показали, что это различие между внутренними и наружными слоями нельзя объяснить большей примесью крови к последним (Баранов, 1957).

На рис. 5 представлены результаты анализа суммарных фосфолипидов. Относительная удельная активность фосфолипидов, приведенная на гра-

ффике, является отношением их удельной активности к удельной активности неорганического фосфора и характеризует скорость их обновления.

Из приведенных данных видно, что по содержанию фосфолипидов между зонами коры мозга и мозжечком различий не наблюдается. В сером

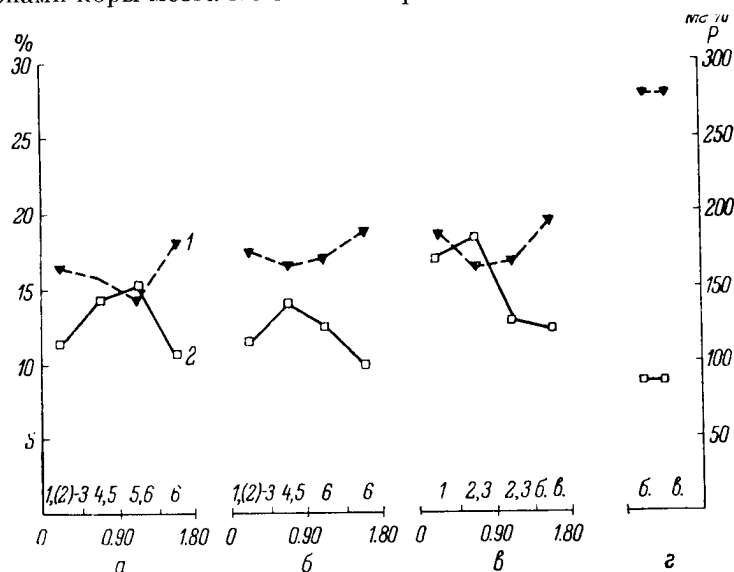


Рис. 5. Содержание (1) и относительная удельная активность (2) фосфолипидов в слоях некоторых зон коры головного мозга в слоях мозжечка и в белом веществе головного мозга.

а — двигательная, б — слуховая зоны коры мозга; в — мозжечок; г — проводящие пути головного мозга. По оси ординат — относительная удельная активность (слева) и содержание фосфолипидов (справа). Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

веществе обнаружено в среднем 170 мг% Р фосфолипидов, а в белом — 280 мг%, что согласуется с литературными данными (Крепс, 1956). Скорость обновления фосфолипидов оказалась наибольшей в коре мозжечка (17.5%), далее следуют зоны коры больших полушарий (в среднем 12.5%) и затем — белое вещество (8.5%). Как видно из графика, срезы коры больших полушарий, включающие 5-й слой ее (2-й срез слуховой зоны,

Значения Р, полученные при статистической обработке результатов исследования фосфолипидов в различных срезах коры больших полушарий

Сравниваемые срезы	Двигательная зона		Слуховая зона	
	содержание	относительная удельная активность	содержание	относительная удельная активность
2-й, 1-й	Не достоверно.	< 0.05	Не достоверно.	< 0.02
2-й, 4-й	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01
3-й, 1-й	Не достоверно.	< 0.05	Не достоверно.	Не достоверно.
3-й, 4-й	< 0.01	< 0.02	< 0.05	< 0.05

2-й и 3-й — двигательной зоны), а также 2-й срез мозжечка, содержащий ганглиозный и гранулярный слои его коры, характеризуются по сравнению с другими срезами более низким содержанием и более высокой величиной относительной удельной активности фосфолипидов. Статистическая обработка данных для обеих зон коры мозга показала достоверность наблюдаемых различий (см. таблицу).

Обсуждение результатов

Кора больших полушарий — сложное по структуре образование, включающее как тела нервных клеток и переплетение их отростков (дендритов, аксонов), так и элементы глии. 35—45% объема ее занимает внеклеточная фаза (Lowry a. oth., 1954), при этом примерно 7% объема коры мозга приходится на глию. На нейроны, следовательно, приходится больше 50% объема, из которых только 4—5% занимают тела нервных клеток, а остальные 45% — сложное переплетение дендритов и аксонов (Pore, 1955b; Крепс, 1956). Из этого приблизительного расчета видно, какая большая доля объема коры головного мозга приходится на отростки нервных клеток, из чего ясно, что их доля в обмене корковых слоев должна быть наиболее значительной.

Это позволило Лоури и сотрудникам (Lowry a. oth., 1954), обнаружившим очень высокую интенсивность обмена в дендритах, прийти к выводу, что основную долю обмена мозговой ткани составляет именно обмен дендритов. Обнаруженное нами падение величины удельной активности и содержания макроэргических соединений по мере удаления от поверхности мозга отражает переход от слоев, содержащих в основной массе дендриты, к слоям, содержащим аксоны. Это согласуется с тем фактом, что активность большинства из исследованных ферментов (окислительных, гликолитических, АТФ и т. д.) также уменьшается с удалением от поверхности изокортекса (Pore, 1955a).

Особый интерес вызывает тот факт, что скорость обновления фосфолипидов в срезах коры мозга, содержащих 5-й слой, и в срезе мозжечка, содержащем ганглиозный и гранулярный слои, выше, чем в других срезах этих участков мозга. Клеточный состав 5-го слоя коры больших полушарий отличен от состава других ее слоев как в качественном, так и в количественном отношении. С одной стороны, здесь находится примерно в 1.7 раза больше клеток, чем в наружных слоях (Robins a. oth., 1956), а с другой — основную массу их составляют пирамидные клетки, являющиеся одним из основных клеточных образований коры головного мозга. Входящие во 2-й срез мозжечка ганглиозный и гранулярный слои содержат основную массу клеточных тел коры мозжечка. Следует учесть, что клеточные тела занимают не больше 10% объема указанных слоев. Таким образом, фракция фосфолипидов, входящая в состав клеток, должна отличаться очень интенсивным обменом.

Выяснено, что в обмене фосфолипидов основную роль играет окисление. Так, для включения радиоактивного фосфора в их состав нужны условия, необходимые для нормального протекания окислительных процессов (Strickland, 1954). Весьма вероятно, что интенсивно обменивающаяся фракция фосфолипидов локализована в митохондриях клеток, характеризующихся, наряду с очень высокой активностью окислительных ферментов и интенсивным фосфорилированием, значительным содержанием фосфолипидов (Abood a. oth., 1952).

Из литературы известно, что в телах клеток по сравнению с другими образованиями отмечается, кроме того, более интенсивный обмен белков. Так, с одной стороны, в них наблюдается более высокая активность ферментов белкового обмена (Pore, 1955a), а с другой — более активное включение радиоактивного фосфора в состав белков, как это было показано Х. А. Гецелем при помощи метода радиоавтографии. В настоящее время выясняется, что липидно-белковый обмен связан с функциональным состоянием нервной системы (Крепс, 1956; Владимиров, 1957). Более высокую интенсивность липидно-белкового обмена в телах клеток можно, видимо, рассматривать как одно из доказательств правильности мнения И. П. Павлова, что именно клетки коры головного мозга, а не их отростки и синапсы являются центральным местом, где осуществляются биохимические процессы, составляющие основу высшей нервной деятельности.

Результаты послойного сравнения различных зон коры большого мозга по содержанию и по интенсивности включения фосфора в состав исследованных соединений свидетельствуют о примерной равноценности корковых зон в отношении обмена неорганического фосфора, фосфокреатина, АТФ и фосфолипидов. Мозжечок, в частности его кора, отличается от коры больших полушарий большим содержанием фосфокреатина, более высокой скоростью обновления фосфолипидов и более высоким уровнем удельной активности неорганического фосфора и макроэргических соединений. Наши данные о высокой интенсивности обмена в ткани мозжечка согласуются с целым рядом имеющихся в литературе (Dixon and Meyer, 1936; Крепс и сотр., 1954).

Белое вещество больших полушарий, проводящих путей Варолиева моста и мозжечка характеризуется высоким содержанием макроэргических соединений, высокими удельными активностями их и интенсивным обновлением фосфолипидов. Все эти величины меньше, чем в сером веществе, но не столь значительно. Вряд ли можно предполагать, что интенсивный обмен белого вещества связан лишь с присутствием в нем глиальных элементов, занимающих лишь около 2% объема, шванновских клеток и некоторых других образований. Таким образом, наши данные подтверждают мнение некоторых авторов (Lowry and others, 1954) о том, что миелин активно обновляется. Возможно, что его обмен связан с процессом первого проведения.

Выводы

1. Во всех исследованных зонах коры больших полушарий и в мозжечке отмечается падение содержания и удельной активности макроэргических соединений по мере удаления от поверхности мозга.
2. Слой мозговой коры и мозжечка, характерным образованием которых являются тела нервных клеток, отличаются от других слоев более высокой скоростью обновления и меньшим содержанием фосфолипидов.
3. Отдельные зоны коры головного мозга сходны по содержанию неорганического фосфора, фосфокреатина, АТФ и фосфолипидов и по интенсивности включения радиоактивного фосфора в их состав.
4. Кора мозжечка по сравнению с корой больших полушарий наряду с большим содержанием фосфокреатина характеризуется более энергичным внедрением радиоактивного фосфора в состав исследованных соединений.
5. В белом веществе головного мозга уровень обмена фосфорных соединений ниже, чем в сером веществе, но не столь значительно.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов М. Н., Биохимия, т. 22, в. 5, 1957.
- Владимиров Г. Е., Научн. конфер., посвящ. пробл. парабоза Н. Е. Введенского, Тез. докл., Л., 1957.
- Владимиров Г. Е. и Л. Н. Рубель, Докл. Акад. наук СССР, т. ХСVI, № 5, 1954.
- Крепс Е. М., Усп. совр. биол., т. ХLI, в. 3, 1956.
- Крепс Е. М., А. А. Смирнов и Д. А. Четвериков, сб. «Биохимия нервной системы», Изд. АН УССР, Киев, 1954.
- Шапот В. С. и К. Г. Громова, сб. «Биохимия нервной системы», Изд. АН УССР, Киев, 1954.
- Aboud L. G., R. W. Gerard, J. Banks and R. D. Tschirgi, Amer. Journ. Physiol., v. 168, № 3, 1952.
- Berenblum I. and E. Chain, Biochem. Journ., v. XXXII, № 2, 1938.
- Dixon T. F. and A. Meyer, Biochem. Journ., v. XXX, № 9, 1936.
- Ennor A. H. and H. Rosenberg, Biochem. Journ., v. 50, № 4, 1952.
- Folch J., I. Ascoli, M. Lees, J. A. Meath and F. N. Le Baron, Journ. Biol. Chem., v. 191, № 2, 1951.
- Klein J. R. and N. S. Olsen, Journ. Biol. Chem., v. 167, № 3, 1947.
- Lowry O. H., N. R. Roberts, K. Y. Leiner. M.—L. Wu, A. L. Farr and R. W. Alberts, Journ. Biol. Chem., v. 207, № 1, 1954.
- Martin I. B. and D. M. Doty, Anal. Chem., v. 21, № 8, 1949.
- Pope A., Journ. Neurophysiol., v. XV, № 2, 1952.
- Pope A., Journ. Neuropathol. a. exper. Neurol., v. 14, № 1, 1955a.
- Pope A., «Biochemistry of the developing nervous system», Proceed. of the 1st Intern. neurochem. sympos., N. Y., 1955b.
- Robins E., D. E. Smith and K. M. Eydt, Journ. Neurochem., v. 1, № 1, 1956.
- Strickland K. P., Canad. Journ. Biochem. a. Physiol., v. 32, № 1, 1954.
- Sugita N., Journ. Compar. Neurol., v. 28, № 3, 1917.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН У КОРОВ В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ
ЛАКТАЦИИ**

В. Н. БОРСУК

(Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных.
Заведующий — И. А. Барышников)

Вопросы минерального кормления сельскохозяйственных животных в настоящее время занимают столь же существенное место в науке о кормлении, как и вопросы кормления белками, жирами, углеводами и витаминами.

Особенно важно изучение минерального обмена у лактирующего животного, когда большие количества различных веществ идут на образование молока, на интенсификацию обмена веществ всего организма и на усиление обмена в молочной железе и в печени, которая играет существенную роль в процессах образования молока. Особенно интересно изучить фосфорный обмен у высокопродуктивных молочных коров, так как большие количества фосфора выводятся с молоком.

По данным различных авторов (Baginsky, 1883; Lenstrup, 1926; Acharya a. Devadatta, 1940), фосфора в молоке содержится до 100 мг % и больше, в зависимости от периодов лактации.

Изучение фосфорного баланса в организме лактирующих жвачных проводилось многими авторами (Hultmann a. oth., 1930; Гасанов, 1956, и др.). Гуфман указывает, что в разгаре лактации балансы фосфора могут быть отрицательными, другие авторы (Шарабрин и Абросимов, 1956) показали, что при стойловом содержании коров у них наблюдаются симптомы фосфорно-кальциевой недостаточности (по изучению состояния костяка методом оссеографии).

А. И. Бжалава (1953), изучая содержание фосфора в крови у лактирующих коров, нашел, что содержание фосфора растет по мере снижения лактации. К тем же выводам пришел и П. А. Сапелкин (1956).

Однако все эти работы еще не дают достаточного материала, чтобы судить о балансе фосфора в организме высокопродуктивных лактирующих коров, а также не дают представления о том, как удовлетворяется потребность в этом элементе лактирующего жвачного в различные периоды лактации.

Нами была предпринята работа по изучению выведения фосфора организмом коровы в различные периоды лактации и динамика выведения фосфора коровой в течение суток. В настоящей работе излагаются материалы по фосфорному балансу в различные периоды лактации.

Уже давно известно, что в моче травоядных (за исключением кролика) содержатся лишь ничтожные количества фосфорных соединений (Under-

510

В. Н. Борсух

ТАБЛИЦА 1
Обмен фосфора в разные периоды лактации
Корова Былинка

Дата	Молоко			Моча			Кал			Всего выведено Р за сутки (в г)	Дано Р в корме за сутки (в г)	Примечание
	суточный удой (в л)	Р в мг %	Р за сутки (в г)	суточное количество (в кг)	Р в мг %	Р за сутки (в г)	суточное количество (в кг)	Р в мг %	Р за сутки (в г)			
10 XII 1956	—	—	—	8.200	0.097	0.008	21.850	51	11.14	11.15	26.66	Сухостой 1 мес.
4 I 1957	18.0	71	12.78	14.100	0.012	0.002	24.950	138	34.33	47.21	30.12	2 недели лактации.
23 I 1957	19.0	110	20.90	17.100	0.221	0.038	33.650	230	77.39	98.31	21.47	1 мес. лактации.
18 III 1957	15.5	115	16.82	14.300	0.037	0.005	34.050	114	38.82	55.64	27.43	3 мес. лактации.
22 IV 1957	15.5	120	18.60	11.700	0.008	0.001	29.650	161	43.74	62.35	30.51	4 мес. лактации.
20 V 1957	9.5	90	8.55	9.140	0.158	0.014	24.100	132	31.81	40.37	25.42	5 мес. лактации.
22 V 1957	10.5	90	9.45	11.720	0.018	0.002	27.250	136	37.05	46.50	25.42	То же.
20 VI 1957	9.5	88	8.36	18.55	0.024	0.004	29.500	114	33.63	42.09	52.15	6 мес. лактации.
9 IX 1957	—	—	—	17.965	0.129	0.022	27.672	154	42.59	42.61	148.00	Сухостой 3 недели.

ТАБЛИЦА 2
Обмен фосфора в разные периоды лактации
Корова Золушка

Дата	Молоко			Моча			Кал			Всего выведено Р за сутки (в г)	Дано Р в корме за сутки (в г)	Примечание
	суточный удой (в л)	Р в мг %	Р за сутки (в г)	суточное количество (в кг)	Р в мг %	Р за сутки (в г)	суточное количество (в кг)	Р в мг %	Р за сутки (в г)			
6 XII 1956	—	—	—	18.300	0	0	26.350	177	44.98	47.98	25.84	3 недели сухостоя.
11 II 1957	28.5	82	23.37	11.350	0.087	0.010	19.950	110	21.94	45.32	25.84	3 недели лактации.
4 III 1957	31.0	69	21.39	15.750	0.001	следы	42.150	119	83.88	105.27	38.49	1 1/2 мес. лактации.
1 IV 1957	24.5	120	29.40	26.250	0.029	0.008	40.500	180	72.90	102.31	29.05	2 1/2 мес. лактации.
3 V 1957	20.5	100	20.50	15.750	0.056	0.009	45.450	97	44.09	64.59	31.52	3 1/2 мес. лактации.
13 V 1957	21.0	75	15.75	15.600	0.083	0.013	33.500	127	42.54	58.29	30.68	3 мес. и 3 недели лактации.
20 V 1957	19.5	69	13.45	16.700	0.042	0.007	33.900	118	40.00	53.46	28.98	4 мес. лактации.
22 V 1957	19.5	71	13.84	16.800	0.043	0.007	35.650	99	35.29	49.13	28.98	То же.
20 VI 1957	19.5	65	12.67	17.250	0.043	0.007	35.650	111	39.57	52.24	58.40	5 мес. лактации.
9 IX 1957	4.5	120	5.40	14.517	0.086	0.013	31.906	195	62.22	67.63	168.40	7 1/2 мес. лактации, перед запуском.

hill, Bogerts, 1918). Коровы выводят в моче ничтожное количество фосфора, тогда как телята на молочном рационе выводят значительные его количества. У телят фосфор из мочи исчезает по мере перевода их на безмолочный рацион (Одынец, Босикова, 1955).

В своей работе мы в круглосуточном опыте собирали пробы кала и мочи и определяли их количества. Собиралось на анализ и среднесуточное молоко, производился анализ всех кормов на содержание в них фосфора. Фосфор определялся по методике Н. И. Кулагиной (1954). Опыты проводились в течение всего периода лактации и сухостоя на четырех коровах с продуктивностью 5000—6200 кг молока за 10 мес. лактации.

Из данных табл. 1 видно, что во всем периоде лактации баланс фосфора у коровы Былинки был отрицательным. Лишь в самом конце лактации на пастбище и зеленой подкормке он становится положительным.

В сухостойном периоде баланс фосфора положительный, даже в зимнее время. Резко положителен он в сухостое осенью на пастбище и зеленой подкормке, в виде смеси зеленого гороха с зеленым овсом. Количество фосфора, выделяемого мочой, ничтожно.

Как видно из табл. 2, баланс фосфора резко отрицателен, даже в сухостое, в зимнее время. Наиболее неблагоприятен он в раздое от 1 до 3 мес. после отела. Далее разница между фосфором, выделяемым коровой, и фосфором, получаемым с кормом, выравнивается. В летнее время на зеленой подкормке, через 5 мес. после отела, баланс становится слегка положительным, а в самом конце лактации, при наличии в корме зеленой смеси из гороха и овса, он становится резко положительным.

На корове Офелии опыты начаты с третьего месяца после отела, полученные материалы отражены в табл. 3. И у этой коровы в раздое (пер-

ТАБЛИЦА 3

Обмен фосфора в разные периоды лактации

Корова Офелия

Дата	Молоко			Моча			Кал			Всего выведено Р за сутки (в г)	Дано Р в корме за сутки (в г)	Примечание
	суточный удой (в л)	Р в мг %	Р за сутки (в г)	суточное количество (в кг)	Р в мг %	Р за сутки (в г)	суточное количество (в кг)	Р в мг %	Р за сутки (в г)			
29 XI 1956	25.0	90	25.50	17.350	следы	0	67.700	141	95.46	117.96	41.91	3 мес. лакта- ции.
4 II 1957	27.0	100	27.00	19.350	0.006	0.002	34.730	195	67.72	94.72	42.46	5 мес. и 1 не- деля лакта- ции.
11 III 1957	20.0	115	23.00	20.600	0.042	0.009	48.950	172	82.79	105.79	34.93	6 ¹ / ₂ мес. лак- тации.
15 IV 1957	18.5	75	13.87	19.350	0.023	0.005	30.000	131	39.30	53.17	21.50	7 ¹ / ₂ мес. лак- тации.
12 VI 1957	13.5	68	9.18	12.350	0.001	0.0001	23.000	183	41.09	50.27	75.51	9 ¹ / ₂ мес. лак- тации.
27 VI 1957	6.5	87	5.65	13.500	0.009	0.001	28.000	98	17.44	23.09	40.65	Накануне за- пуска.
10 VII 1957	—	—	—	14.700	0.018	0.003	27.250	131	35.70	35.70	39.25	Первые дни запуска.
2 IX 1957	—	—	—	13.304	1.830	0.243	18.940	440	83.34	83.58	462.00	За несколько дней до оте- ла, запуск.

ТАБЛИЦА 4

Обмен фосфора в разные периоды лактации

Корова Ветка

Дата	Молоко			Моча			Кал			Всего выведено Р за сутки (в г)	Дано Р в норме за сутки (в г)	Примечание
	суточный уд.й (в л)	Р в мг %	Р за сутки (в г)	суточное количество (в кг)	Р в мг %	Р за сутки (в г)	суточное количество (в кг)	Р в мг %	Р за сутки (в г)			
10 IV 1957	25.5	108	27.54	13.800	0,024	0,003	34.200	80	27.36	54.90	21.51	1 мес. лакта- ции.
6 V 1957	27.5	88	24.20	11.120	0.071	0.008	29.400	96	28.22	52.42	27.42	2 мес. лакта- ции.
5 VI 1957	27.0	76	20.52	14.360	0.016	0.002	33.450	128	42.82	63.34	59.54	3 мес. лакта- ции.
3 VII 1957	24.5	105	25.72	18.350	0	0	26.800	160	42.88	68.60	67.93	4 мес. лакта- ции.
16 IX 1957	11.0	80	8.80	23.894	0.018	0.004	35.580	358	127.38	136.18	136.77	6 мес. лакта- ции.
27 XII 1957	6.0	100	6.00	7.488	0.070	0.005	27.248	74	20.16	26.16	29.30	9 мес. лакта- ции.
28 I 1958	—	—	—	9.400	0.043	0.004	18.650	110	20.52	20.52	21.82	Сухостой 1 мес.
18 II 1958	—	—	—	7.900	0.022	0.001	18.350	101	18.53	18.53	13.27	За 3 недели до отела, сухостой.

вые 3 мес. лактации) в зимнее время наблюдается резко отрицательный баланс фосфора. Лишь к 9 мес. лактации в лагерно-пастбищном периоде баланс становится положительным. Он положителен даже в первые дни запуска, даже при ограниченной диете.

У коровы Ветка, как и у трех предыдущих, в разное в зимний период наблюдается резкая недостача фосфора, поступающего с кормом лишь с введением в рацион зеленой подкормки и пастбища, на 4-м месяце лактации поступление фосфора с кормом начинает соответствовать количеству фосфора, выводимого животным с калом и молоком. Выведением фосфора мочой можно пренебречь из-за его ничтожных количеств.

Сухостой в зимнее время характеризуется в первую половину слегка положительным балансом фосфора, а во вторую его половину баланс уже слегка отрицателен. Для того чтобы яснее представить соотношение между фосфором, поступающим в организм, и фосфором, выводимым коровой с калом, мочой и молоком в разные периоды лактации, представлены средние величины выведенного фосфора — всего количества, выведенного с калом и с молоком (фосфор, выведенный в моче, не учитывается), и количества фосфора, введенного в организм с кормом. Эти величины взяты в процентах ко всему количеству фосфора, выведенному животным за сутки. По всем четырем коровам взяты средние величины (табл. 5).

В нашем опыте у одних коров сухостой пришелся на зимнее время, у других — на осеннее. У одной из коров сухостой был прослежен дважды зимой и ранней осенью. Соответственно этому вторая половина лактации приходилась на зиму—весну у одних коров, а у других — на лето—осень. Это позволило выяснить существенную разницу в балансе фосфора в за-

ТАБЛИЦА 5

Соотношение между фосфором, выведенным организмом коровы, и фосфором, поступающим с кормом в процентах (средние величины)

Период лактации	Сезон	Количество Р, выведенного за сутки (в %)		Количество Р, поступившего с кормом за сутки (в %)	Соотношение между Р, выведенным организмом, и Р корма
		с калом	с молоком		
Сухостой.	Зима.	100	—	93.3	1.07
»	Лето—осень.	100	—	401.1	0.24 *
1 мес.	Зима.	65.5	34.5	40.2	2.43
2 »	Зима—весна.	64.2	35.8	39.1	2.56
3 »	То же.	68.3	31.7	43.8	2.28
4 »	Весна—лето.	85.0	15.0	79.0	1.26 *
5 »	Зима.	71.4	28.6	44.6	2.24
5 »	Весна—лето.	80	20	80.0	1.25 *
6 »	Зима.	78.1	21.9	33.0	3.03
6 »	Лето—осень.	90.3	9.7	106.0	0.94 *
7 »	Весна.	73.8	26.2	40.4	2.47
7 »	Лето.	87.5	12.5	119.5	0.84 *
8—9 мес. и до запуска.	Зима.	77.2	22.8	112.0	0.89
8—9 мес. и до запуска	Лето—осень.	93.0	7.0	149.0	0.67 *

Примечание. Звездочка — зеленая подкормка.

в зависимости от того, когда протекает лактация — летом или зимой, а главное — дается ли корове зеленая подкормка и пастбище или же такой корм отсутствует.

При рассмотрении табл. 5, которая, по существу, подытоживает фактический материал, видно, что в сухостое количество заданного фосфора в корме даже зимой почти удовлетворяет потребности животного в этом элементе. Летом, при наличии зеленого корма, в сухостое баланс фосфора резко положителен и, возможно, фосфор депонируется организмом для удовлетворения потребности в нем в последующем лактационном периоде. У наших коров первые три месяца лактации пришлись на зимне-весенний период, и в это время баланс фосфора стал резко отрицательным. Четвертый месяц лактации пришелся на весну и ранние месяцы лета, когда подкормка озимой рожью применялась еще не во всех случаях. Пастбище тоже еще отсутствовало. Поэтому из средних данных видно, что баланс фосфора несколько улучшается, но все еще остается отрицательным.

В дальнейшем лактация вплоть до запуска наблюдалась как в зимние месяцы (без зеленого корма), так и в летне-осенние (с зеленым кормом). Это существенно сказалось на балансе фосфора. Так, зимой и весной, на 6-м и 7-м месяцах лактации, баланс его все еще отрицателен. Летом же при зеленой подкормке он становится положительным с 6-го месяца

лактации и остается таковым до конца ее, особенно резко положительным баланс фосфора становится на последнем месяце лактации. Зимой баланс фосфора у лактирующей коровы становится положительным лишь в самом конце лактации.

Можно рекомендовать усилить минеральную подкормку солями фосфора в зимнее время не только у лактирующих коров, но и у сухостойных коров, близких к отелу. То количество богатой фосфором мясо-костной муки, которое дается как минеральная подкормка, явно недостаточно.

Интересно рассмотреть также соотношение между фосфором, выводимым с калом, и фосфором, выводимым с молоком. Зимой это соотношение остается более или менее постоянным: с калом выводится 64—77%, с молоком — 23—36%.

Совсем иное наблюдается летом, даже на 4—5-м месяце лактации. Падает количество молока, падает и количество фосфора, выводимого с ним.

Перед запуском, летом и осенью, выводится с молоком всего 7% фосфора. Начиная с 4-го месяца лактации и до запуска летом выводится 7—20% от всего выводимого фосфора, а зимой — 22—26%. Это говорит о том, что не весь избыточный фосфор летнего кормления депонируется организмом, но что часть его, не использованная, выводится с калом. Количество фосфора, выводимого мочой, столь ничтожно, что никакой роли в общем балансе фосфора не играет и им можно пренебрегать при вычислениях, хотя повышение содержания фосфора в моче до ощутимых количеств и отмечается при обильном содержании фосфора в зеленой подкормке, состоящей из зеленой смеси овса с горохом.

Выводы

1. Баланс фосфора у лактирующих коров резко отрицателен в первые месяцы лактации в зимнее время.
2. Положительным баланс фосфора зимой становится лишь к концу лактации.
3. Летом, во второй половине лактации, баланс фосфора становится положительным.
4. Наиболее положительно действует на баланс фосфора зеленая подкормка — смесь гороха с овсом.
5. В зимнее время при кормлении лактирующих коров следует рекомендовать усиление подкормки солями фосфора.

ЛИТЕРАТУРА

- Б ж а л а в а А. И., Сов. зоотехния, № 5, 1953.
 Г а с а н о в Ю. Г., Тр. Сектора физиол. АН Азерб. ССР, т. I, Баку, 1956.
 К у л а г и н а Н. И., Молочн. промышл., № 6, 1954.
 О д ы н е ц Р. И., П. Я. Б о с и к о в а, Изв. Отдел. естеств. наук АН Тадж. ССР, [в.] 11, 1955.
 С а п е л к и н П. А., сб. «Обмен веществ у высокопродуктивных животных», (Тр. Моск. ветер. акад., т. XI), М., 1956.
 Ш а р а б р и н И. Г. и Р. С. А б р о с и м о в, Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. кормления сельскохозяйств. животных, т. III, 1956.
 А с h a r u a B. N. and S. C. D e v a d a t t a, Proc. Indian Acad. Sci., sect. B., v. X, № 3, 1940.
 B a g i n s k y A., Ztschr. Physiol. Chem., II, 4, 1883.
 H u f f m a n n C. F., C. S. R o b i n s o n, O. B. W i n t e r, Journ. Dairy Sci., v. 13, № 6, 1930.
 L e n s t r u p E., Journ. Biol. Chem., v. LXX, № 1, 1926.
 U n d e r h i l l F. P., L. G. B o g e r t s, Journ. Biol. Chem., v. 36, 1918.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**О ВЛИЯНИИ НАГРУЗКИ НИКОТИНОВОЙ КИСЛОТОЙ НА
СОДЕРЖАНИЕ ОБЩЕЙ НИКОТИНОВОЙ КИСЛОТЫ В КРОВИ
ЧЕЛОВЕКА**

*Л. П. БУЛОВСКАЯ, С. А. ДМИТРИЕВА, А. М. ПЕТРУНЬКИНА
и Л. И. СИЛИНА*

(Группа по изучению вопросов биохимии питания.
Заведующая — А. М. Петрунькина)

Несколько лет назад мы изучали влияние нагрузки никотиновой кислотой на содержание в крови кодегидраз. При этом мы обратили внимание на то, что при некоторых заболеваниях нервной системы повышение содержания кодегидраз после нагрузки наступает значительно позже, чем у здоровых, максимум этого повышения лежит ниже цифр, полученных натощак у здоровых, и после этого имеется быстрый спуск к цифрам до нагрузки и даже ниже их (Дмитриева, Жилинская, Петрунькина, Черепанов, Чистович и Шрайбер, 1956). Нас заинтересовали причины этого различия. Оно могло быть результатом нарушения превращения никотиновой кислоты в кодегидразы, а могло быть просто нарушено всасывание никотиновой кислоты из кишечника и поступление ее в кровь. Проще всего этот вопрос можно было бы решить путем определения общей никотиновой кислоты в крови до и после нагрузки ею, или же еще лучше произвести после нагрузки никотиновой кислотой одновременно и определение общей никотиновой кислоты и кодегидраз в крови. Но затруднительно брать повторно — 5 раз на протяжении 2 часов — у здорового, а тем более у больного человека сколько-нибудь значительные количества крови, какие требуются для определения общей никотиновой кислоты (около 5 мл на каждое определение).

В настоящее время мы могли использовать методику, позволяющую определить общую никотиновую кислоту в 0.25—0.30 крови,¹ и в нашей работе мы представляем первые данные, полученные после нагрузки никотиновой кислотой у десяти здоровых и одной больной (с остаточными явлениями стволового арахно-энцефалита). У пяти человек из них — четырех здоровых и той же больной — были одновременно определены и кодегидразы флюоресцентным методом (Левитес и др., цит. по: Петрунькин и Петрунькина, 1951). Содержание никотиновой кислоты в кодегидразах вычислялось путем деления полученной цифры содержания кодегидраз на 5.35, исходя из того, что таково соотношение весов молекулы дифосфопиридиннуклеотида и молекулы заключающейся в нем никотиновой кислоты.

Исследование всегда производилось утром натощак. Обследуемые лица приходили утром в лабораторию и полчаса—три четверти часа

¹ См. в настоящем томе статью А. М. Петрунькиной (стр. 549).

516 Л. Н. Буловская, С. А. Дмитриева, А. М. Петрунькина и Л. И. Силина

спокойно сидели или лежали до первого взятия крови. Затем бралась первая проба крови (одновременно всегда бралась и проба для определения выхода никотиновой кислоты), после этого обследуемое лицо получало нагрузку, обычно 100 мг никотиновой кислоты с небольшим количеством воды (или без нее), и снова бралась кровь через 30 мин. после нагрузки, а затем через 60, 90 и 120 мин. В двух случаях молодым здоровым и сильным людям дано было не по 100, а по 200 мг.

Приводим полученные данные (табл. 1 и 2).

ТАБЛИЦА 1

Влияние нагрузки 100 мг никотиновой кислоты на содержание общей никотиновой кислоты в крови

Дата	Испытуемый	Возраст	Никотиновая кислота (в мг %)				
			до нагрузки	после нагрузки через			
				30 мин.	60 мин.	90 мин.	120 мин.
1 XII 1956	А. П.	65	0.50	0.72	0.72	—	0.47
24 XII 1956	Е. Ц.	50	0.80	1.72	1.23	1.03	1.01
8 I 1957	В. Ш.	28	0.59	0.74	—	0.44	0.44
14 I 1957	К. С.	65	1.06	1.95	1.03	1.32	0.44
5 III 1957	М. М.	19	0.54	0.82	0.74	0.48	0.73
18 III 1957	Н. В.	21	0.87	1.31	1.17	0.64	0.74
2 IV 1957	М. В.	17	0.38	0.36	0.57	0.38	0.40
26 IV 1957	Н. В.	21	0.44	0.49	0.64	0.50	0.35
18 IX 1957	А. П.	65	0.74	0.84	1.30	1.26	1.10
24 IX 1957	В. Е.	52	0.97	1.30	0.75	0.85	0.42
Среднее . .			0.69	1.03	0.90	0.77	0.61

ТАБЛИЦА 2

Влияние нагрузки 200 мг никотиновой кислоты на содержание общей никотиновой кислоты в крови у здоровых (Л. С. и В. Ш.) и больной (И. П.) испытуемых

Дата	Испытуемый	Возраст	Никотиновая кислота (в мг %)				
			до нагрузки	после нагрузки через			
				30 мин.	60 мин.	90 мин.	120 мин.
16 I 1957	Л. С.	28	0.58	1.58	0.98	0.80	1.10
11 I 1957	В. Ш.	28	0.80	1.40	1.50	1.15	0.90
Среднее . .			0.69	1.49	1.24	0.98	1.00
21 I 1957	И. П.	37	1.45	2.52	1.05	1.46	1.29

Как видно из табл. 1, повышение содержания никотиновой кислоты в крови после нагрузки 100 мг в 9 из 10 случаев наступает уже к 30 мин. и в 8 случаях из 10 оно бывает в это время максимальным, хотя в 2 случаях максимум наступил к 60 мин. Спустя два часа после нагрузки содержание никотиновой кислоты в крови упало при этом в 6 случаях из 10 несколько ниже исходной цифры.

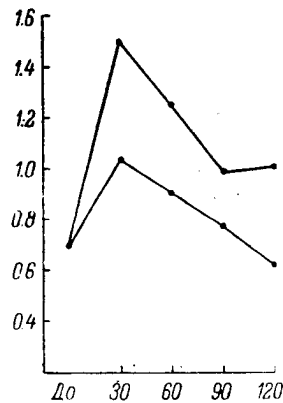
Нагрузка 200 мг естественно вызвала значительно более высокий средний подъем и более медленный спуск кривой, которая к концу исследования еще не возвратилась к исходной цифре (см. рисунок). Одновременно у обоих молодых и здоровых людей наблюдалась очень резкая гиперемия, жжение и зуд. Они не могли ни лежать, ни сидеть и в течение 30—40 мин. беспокойно ходили по лаборатории.

Таким образом, у здоровых людей всасывание никотиновой кислоты идет очень быстро, и для того чтобы вызвать заметный подъем ее содержания в крови, совершенно достаточно 100 мг. Нагрузка 200 мг, вызывающая ряд очень неприятных субъективных ощущений даже у здоровых молодых и сильных людей, вряд ли может быть рекомендована.

Конечно, наибольший интерес представляли для нас те случаи, когда одновременно были определены и общая никотиновая кислота, и кодегидразы (табл. 3).

Из приведенных в табл. 3 данных очевидно, что после нагрузки никотиновой кислотой общее содержание ее в крови дает резкий подъем уже к 30 мин., а к 60 мин. оно уже начинает снижаться. В то же время никотиновая кислота кодегидраз продолжает еще увеличиваться, иногда максимум ее приходится даже на 90 мин. после нагрузки (К. С. и И. П.).

Большое различие в количестве общей никотиновой кислоты до и после нагрузки конечно легко объяснимо. Никотиновая кислота, со-



Среднее содержание общей никотиновой кислоты после нагрузки.

Верхняя кривая — после 200 мг, нижняя — после 100 мг. По оси абсцисс — время в мин., по оси ординат — содержание никотиновой кислоты в мг%.

ТАБЛИЦА 3

Влияние нагрузки никотиновой кислотой на содержание в крови общей никотиновой кислоты и никотиновой кислоты в кодегидразах

Дата	Испытуе- мый	Доза (в мг)	Никотиновая кислота (в мг %) 100					Примечание
			до на- грузки	после н. загрузки через				
				30 мин.	60 мин.	90 мин.	120 мин.	
16 I 1957	К. С.	100 {	1.06 0.40	1.95 0.49	1.03 0.47	1.32 0.56	0.42 0.48	Общая. В кодегидразах.
5 III 1957	М. М.	100 {	0.54 0.50	0.82 0.65	0.74 0.79	0.48 0.45	0.73 0.60	Общая. В кодегидразах.
18 III 1957	Н. В.	100 {	0.87 0.64	1.24 0.75	0.96 0.77	0.64 0.69	0.74 0.65	Общая. В кодегидразах.
Среднее {			0.82 0.51	1.34 0.63	0.91 0.68	0.81 0.57	0.63 0.58	Общая. В кодегидразах.
16 I 1957	Л. С.	200 {	0.57 0.60	1.58 0.67	0.98 0.60	0.80 0.54	1.10 0.54	Общая. В кодегидразах.
21 I 1957	Н. П. (больная)	100 {	1.45 0.37	2.52 0.54	1.05 0.65	1.46 0.72	1.29 0.56	Общая. В кодегидразах.

518. *Л. Н. Буловская, С. А. Дмитриева, А. М. Петрунькина и Л. И. Силина*

ласно литературным источникам, легко превращается в кодегидразы, даже *in vitro* эритроцитами, но все же на это нужно некоторое время, и очевидно, часть ее проходит в кровь после всасывания еще не будучи превращена в кодегидразы. Но возникает вопрос, за счет каких соединений в 3 из исследованных 5 случаев общая никотиновая кислота натошак превышает таковую в кодегидразах. В 2 случаях такого расхождения практически нет и цифры совпадают в пределах ошибки опыта и вычислений.

По Эйлеру и Шленку (Euler u. Schlenk, 1930) около 1/8 всего никотинамида в крови находится в свободной форме, он не учитывается при флюорометрическом определении кодегидраз. По Ледеру и Хендлеру и Прейсу и Хендлеру (Leder a. Handler, 1951; Preiss a. Handler, 1957), эритроциты синтезируют главным образом монопиридиннуклеотид. Левитес (Петрунькин и Петрунькина, 1951) а также Барч, Сторвик и др. (Burch a. oth., 1955) утверждают, что большая часть определяемых флюоресцентным методом пиридиннуклеотидов (на 85—90%) состоит из дифосфопиридиннуклеотида. Рейнхолд, Хоганс и Хершензон (Reinhold, Hogsans a. Hershenson, 1953) нашли у восьми здоровых взрослых в среднем 15 γ на 1 мл крови трифосфопиридиннуклеотида, 50 γ на 1 мл крови дифосфопиридиннуклеотида и 19 γ на 1 мл крови монопиридиннуклеотида. Флюоресцентная методика Левитес и других, которой мы пользовались, определяет одновременно и моно-, и ди- и трипиридиннуклеотиды, а также и метилникотинамид, содержание которого, по Крингу и Вильямсу (Kring a. Williams, 1954), составляет, правда, не свыше 1/20 общего содержания пиридиннуклеотидов. Небольшие различия в содержании общей никотиновой кислоты и кодегидраз могут быть объяснены за счет этого, но различия в 2.5 раза (К. С.) и в 4 раза (И. П.) конечно объяснить этим нельзя.

Методика, которой мы пользовались, учитывает все окисленные формы пиридиннуклеотидов, но совершенно не учитывает восстановленные формы соединений, а между тем они имеются в крови, хотя и в меньшем количестве, чем окисленные. Глок и Маклин (Glock a. McLean, 1955) нашли в крови кролика на 33 γ окисленного дифосфопиридиннуклеотида всего 4 γ восстановленного. В крови крысы они нашли 55 γ окисленного ДПН 36 γ восстановленного. Возможно, что и в наших случаях разница между общей никотиновой кислотой и таковой в окисленных кодегидразах хотя бы отчасти объясняется наличием восстановленной формы тех же соединений.

Мы нашли в литературе только одну работу (Duncan a. Sarett, 1951), где после нагрузки одновременно определялись и кодегидразы (тем же способом, что и у нас), и общая никотиновая кислота (бактериологически). Авторы сравнивали влияние нагрузки никотиновой кислотой и триптофаном на образование кодегидраз в крови у трех человек. На кривой из их работы общая никотиновая кислота очень резко поднимается в первые 1—2 часа, снижается к 5 часам, а к 10 часам она практически совпадает с таковой кодегидраз, которая в это время достигает максимума. Затем идет постепенное снижение и общей никотиновой кислоты, и таковой кодегидраз, практически совпадающих в это время, а через 30 часов с небольшим после нагрузки наблюдается возвращение к исходным цифрам.

Наши данные трудно сравнивать с данными американских авторов. Они давали в качестве нагрузки 1 г никотиновой кислоты. Мы же только в двух случаях дали здоровым молодым мужчинам по 200 мг и наблюдали у них появление ряда таких неприятных ощущений, провокация которых у больных, особенно у невротиков или психически больных,

представляется совершенно нежелательной. Вместе с тем и 100 мг вызывают хорошо выраженное повышение и общей никотиновой кислоты, и кодегидраз в крови, так что мы считаем, что в дальнейшем при работе с больными лучше пользоваться именно такой нагрузкой.

Выводы

1. Нагрузка никотиновой кислотой вызывает повышение общей никотиновой кислоты и кодегидраз в крови.

2. Максимум повышения общей никотиновой кислоты приходится на 30, реже на 60 мин. после нагрузки, а к 2 часам, если нагрузка была 100 мг, содержание общей никотиновой кислоты в крови возвращается к исходной величине или даже спускается ниже ее.

3. Нагрузка 200 мг вызывает более высокий и продолжительный подъем никотиновой кислоты, не заканчивающийся к 2 часам. Субъективные ощущения при такой нагрузке настолько неприятны для обследуемого лица, что лучше применять меньшую нагрузку — 100 мг.

4. Повышение общей никотиновой кислоты в крови после нагрузки предшествует повышению кодегидраз, но последнее более продолжительно и затягивается на время, когда общая никотиновая кислота уже снижается.

5. Натощак, без нагрузки, не всегда содержание никотиновой кислоты в кодегидразах близко к общему содержанию никотиновой кислоты; имеются случаи, когда оно составляет всего 25% общей никотиновой кислоты.

ЛИТЕРАТУРА

- Дмитриева С. А., М. А. Жилинская, А. М. Петрунькина, П. Ф. Черепанов, А. С. Чистович и Я. Л. Шрайбер, Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. V, 1956.
 Петрунькин М. Л. и А. М. Петрунькина. Практическая биохимия. Медгиз, [Л.], 1951.
 Burch H. B., C. A. Storvick, R. L. Bicknell, H. C. Kung, L. G. Alejo, W. A. Everhart, O. H. Lowry, C. G. King and O. A. Bessey, Journ. Biol. Chem., v. 212, № 2, 1955.
 Duncan M. and H. Sarett, Journ. Biol. Chem., v. 193, № 1, 1951.
 Euler H. V. und F. Schlenk, Klin. Wochschr., XVIII Jhrg., № 33, 1930.
 Glock G. E. and P. McLean, Biochem. Journ., v. 61, № 3, 1955.
 Kring J. P. and J. N. Williams, Journ. Biol. Chem., v. 207, № 2, 1954.
 Leder J. G. and Ph. Handler, Journ. Biol. Chem., v. 189, № 2, 1951.
 Preiss J. and Ph. Handler, Journ. Biol. Chem., v. 225, № 2, 1957.
 Reinhold J. C., A. F. Hogans and L. M. Hersenson, Feder. Proc., v. 12, № 1, part II, 1953.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ИЗМЕНЕНИЕ АЗОТИСТОГО ОБМЕНА В МОЗГЕ ПРИ
НАРУШЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПЕЧЕНИ**

Н. В. ВЕСЕЛКИН и Б. Г. ГОРДОН

(Лаборатория биохимии нервной системы. Заведующий — Г. Е. Владимиров)

Вопрос о роли аммиака в развитии явлений отравления центральной нервной системы при нарушенной деятельности печени впервые был поставлен и глубоко изучался И. П. Павловым и его школой.

Исходя из современных представлений об обмене аммиака в организме, мы начали свое исследование с изучения обмена веществ у собак, которым была произведена операция наложения экк-павловского свища. До и после операции в условиях различного питания производилось определение у них содержания в крови свободного (преформированного) аммиака, глутамина, сахара, щелочного резерва, а в моче — общего азота, аммиака, ватного O_2 , pH, органических кислот и других ингредиентов мочи. Весь этот комплекс биохимических исследований крови и мочи обнаружил многосторонние изменения обмена веществ в организме под влиянием нарушенной деятельности печени. В частности, оказалось, что после наложения экк-павловского свища у собак в крови увеличивается содержание свободного аммиака даже при молочно-хлебной диете натошак, что несомненно связано с изменением направления кровотока в обход печени. В крови, взятой на анализ через 4—6 час. после приема мяса, и в особенности при мясной интоксикации центральной нервной системы содержание аммиака возрастает наиболее резко. При этом было установлено возрастание в крови и количества глутамина. Далее, ввиду известной токсичности аммиака нами изучались и методы устранения, обезвреживания и выведения его из организма. С этой целью испытывалось действие глутаминовой кислоты, фосфорной кислоты совместно с глюкозой и бромистого натрия. Специально изучалось также влияние творожной диеты. В этих опытах для удобства экспериментирования собакам дополнительно накладывалась фистула желудка. Введение собакам при мясном питании бромистого натрия заметно сказывалось на поведении животного: собака много спала, отсутствовала рвота — самый первый и самый постоянный признак наступления мясного отравления, хотя другие признаки, характеризующие состояние аммиачной интоксикации средней тяжести, были налицо (Веселкин и Гордон, 1955). Это зависело, по-видимому, от специфического воздействия бромистого натра на центральную нервную систему. В связи с этим нам кажется очень интересным недавно обнаруженный факт увеличения содержания аммиака в мозге, в состоянии длительного медикаментозного сна, и понижения чувствительности мозговой ткани в таком состоянии к аммиаку, вводимому извне (Мартинсон и Тяхепыльд, 1957).

Применяемая нами смесь фосфорной кислоты с глюкозой оказывала в наших опытах хороший лечебный и профилактический эффект, по-видимому, благодаря увеличению выведения аммиака из организма (рис. 1).

Особенно эффективное действие в отношении обезвреживания и выведения аммиака оказывало применение глютаминовой кислоты. Вводимая одновременно с хлористым аммонием глютаминовая кислота предотвращала развитие аммиачной интоксикации нервной системы и резкое нарастание аммиака в крови собак с экк-павловским свищем. Одно-

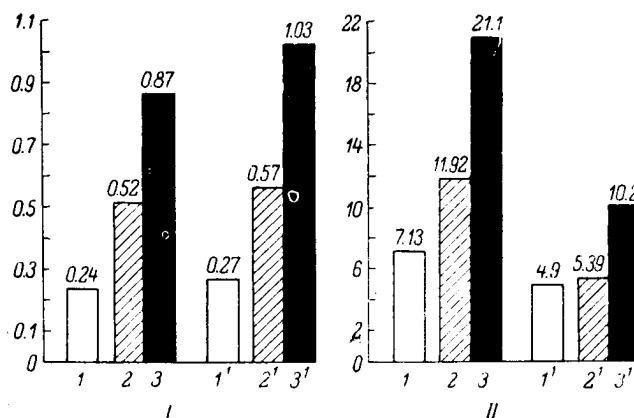


Рис. 1. Содержание азота аммиака (в г) в суточной моче собаки Елочка (I) и содержание азота аммиака в % к общему азоту (аммиачное число) в суточной моче собак (II) до и после операции при различных диетах (средние данные).

По оси абсцисс: 1 — норма при молочно-хлебной диете; 1' — то же при мясной диете; 2 — после операции при молочно-хлебной диете; 2' — то же при мясной диете; 3 — то же при молочно-хлебной диете с добавлением H_3PO_4 ; 3' — то же при мясной диете с добавлением H_3PO_4 . По оси ординат — азот аммиака (в г) за сутки (I) и в % к общему азоту (II).

временно с этим в крови возрастало содержание глютамина за счет связанного ею аммиака (Веселкин и Гордон, 1956а).

Кроме собак, объектом нашего исследования служили кошки, которым была произведена операция предварительного сужения и последующей перевязки воротной вены. Развивающиеся при этом, как правило, портокавальные анастомозы создают условия кровообращения у животного, аналогичные экк-павловскому свищу. Такое животное не могло питаться мясом без того, чтобы у него не наступали явления интоксикации, а нередко и смерть. При этом в крови у таких кошек, как и следовало ожидать, обнаруживалось повышенное содержание аммиака. В тех случаях, когда развивающиеся анастомозы шли через печень (гепатопортальные анастомозы), животное ничем не отличалось от нормального и содержание аммиака в крови было в пределах нормы (Гордон и Шепелев, 1956). Таким образом, эта работа установила возможность использовать в эксперименте животных, у которых затруднительно наложение классического экк-павловского свища.

Далее, мы неоднократно наблюдали у собак с экк-павловским свищем развитие отравления при поедании собаками каловых масс. Перед нами

встала задача выяснить значение продуктов гнилостного распада белков в кишечнике для интоксикации центральной нервной системы у таких собак и возможность устранения этого вредного воздействия. С этой целью изучалось влияние молочной диеты (кефир, творог) и предохраняющее действие антибиотиков (синтомицина и биомицина) при мясном питании. Оказалось, что длительное содержание этих собак на творожной диете не влекло за собой отравления, несмотря даже на то, что в крови собак нередко обнаруживались значительные количества свободного

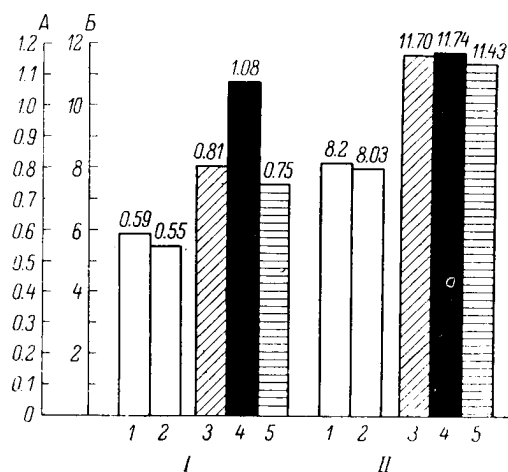


Рис. 2. Содержание азота аммиака (I) и аммиачного азота глутамина (II) в головном мозге крыс в норме и после хирургических нарушений деятельности печени (средние данные).

По оси абсцисс: 1 — норма; 2 — контрольная лапаротомия; 3 — частичная гепатэктомия + сужение воротной вены; 4 — «полная» гепатэктомия; 5 — выключение печени. По оси ординат — азот аммиака (A) и аммиачный азот глутамина (B) в мг%.

себе применение операция наложения порто-кавального анастомоза (Корякина, 1957; Лан Хси-чун, и др., 1957; Palmer, 1957). Наши определения аммиака и глутамина в крови таких больных до и после наложения им порто-кавального анастомоза показали, что при циррозах печени содержание аммиака и глутамина в крови нередко бывает повышенным, после же операции оно возрастает еще более значительно (Гордон, 1956). Следовательно, терапевтический и диетический режим таких больных должен преследовать цель устранения, обезвреживания и выведения избыточных количеств токсически действующего аммиака. Наши данные, полученные в опытах на животных, дают основание рекомендовать применение молочной и творожной диеты и антибиотиков у печеночных больных. Наблюдения над результатами применения глутаминовой кислоты в клинике при печеночной коме и супорозных состояниях у больных после операции наложения порто-кавального анастомоза дали ободряющие результаты. Нередко при этом наблюдалось улучшение состояния больного и снижение повышенных количеств аммиака в крови (Гордон и Корякина, 1954).

аммиака. Удалось также установить, что если собаки получали мясной корм с предварительным и одновременным введением им (через фистулу) антибиотиков, то развития мясной интоксикации за период опыта, как правило, не наблюдалось. При этом в крови собак содержание аммиака могло быть значительно повышенным (Веселкин и Гордон, 1956б).

Обобщая только что изложенные результаты, можно прийти к предположению, что основной причиной развития мясной интоксикации при нарушенной барьерной функции печени является комплексное воздействие образующихся при этом и аммиака, и продуктов гнилостного распада белков в кишечнике.

В настоящее время в клинике у больных с циррозом печени при угрожающих их жизни кровотечениях из варикозных вен пищевода находит

Вопрос о роли аммиака в патогенезе нервных расстройств при заболеваниях печени остро дискутируется в настоящее время в мировой литературе. С одной стороны, имеется мнение, что аммиак, поступающий в мозг из крови, является главной причиной нервных расстройств. С другой стороны, высказывается мнение, отрицающее ведущую роль аммиака при этом. Все это побудило нас изучить в эксперименте изменения содержания аммиака и глутамина в головном мозге при тех или иных нарушениях деятельности печени.

Увеличение содержания аммиака в мозге находили И. П. Павлов с М. Ненцким и С. С. Салазкиным у собак с экк-павловским свищом при мясной интоксикации или после введения в желудок солей аммония. В последние годы при удалении печени у собак было найдено резкое увеличение содержания глутамина в мозге (Flock a. oth., 1953). Э. Э. Мартинсон и Л. Я. Тяхепыльд (1957) нашли увеличение содержания аммиака в мозге животных при нарушении мочевинообразовательной функции печени. У людей захват аммиака мозгом был установлен при определении артерио-венозной разницы в содержании аммиака, если содержание аммиака в артериальной крови превышало 0.1 мг % (Bessman S. a. A., 1955).

Мы начали изучение содержания аммиака и глутамина в мозге крыс после некоторых хирургических операций на печени (сужение и перевязка воротной вены, гепатэктомия различной степени, гепатэктомия с одновременным сужением воротной вены и выключение печени из общего круга кровообращения).

В острых опытах (полная гепатэктомия и выключение печени) животные, оправившись от операционного наркоза, постепенно впадали в депрессивное состояние, а незадолго до смерти принимали боковое положение. Через 4—5 часов после операции их погружали в жидкий кислород. В хронических опытах животные умерщвлялись через 5 дней после операции. Нерезко выраженная депрессия наблюдалась только у тех из них, которым была произведена частичная гепатэктомия с одновременным сужением воротной вены. Содержание аммиака в мозге при этом повышалось, особенно значительно в острых опытах после возможно полной гепатэктомии, а увеличение содержания глутамина происходило в случае полной гепатэктомии, в частичной гепатэктомии с одновременным сужением воротной вены и, наконец, при выключении печени (рис. 2). То же наблюдалось нами и у кошек (Веселкин и Гордон, 1957).

Далее нами изучалось воздействие на печень четыреххлористого углерода, являющегося ядом, первично поражающим печень. Животным вводилась однократная доза — 0.066 мл или 0.1 мл на 100 г веса тела в 1 мл минерального масла внутривентрально. Часть животных при этом погибала в течение первых 2 суток после введения, чаще всего смерть наступала через 36 часов. Для исследования содержания аммиака в мозге крысы умерщвлялись погружением в жидкий кислород через 1, 2, 3, 4 суток и позднее. В результате опытов оказалось, что через сутки после введения CCl_4 , когда, по литературным данным (Hoffmann a. oth., 1955), наступает более или менее распространенный некроз печеночной ткани (т. е. когда ткань печени наиболее повреждена), в мозге увеличиваются количества и аммиака (+33%), и глутамина (+71%); через 2 суток, когда наступает период воспаления и регенерации, обнаруживается прирост аммиака и глутамина на 24% и 34% соответственно; спустя 3 суток при наступлении периода восстановления ткани печени мы обнаруживали повышенным только глутамин (+33%), а через 4 суток и позже и глутамин, и аммиак оказывались в норме (рис. 3).

В полном соответствии с этим изменялось и поведение животных. Первый и второй дни после введения яда животные были малоподвижны, шерсть их была взъерошена. На третий день вид и поведение выживших животных становились почти нормальными, а в дальнейшем (4 суток и позже) животные внешне ничем не отличались от обычных.

Таким образом, в этой серии опытов мы получили результаты, показывающие, что и при заболевании печени также может происходить

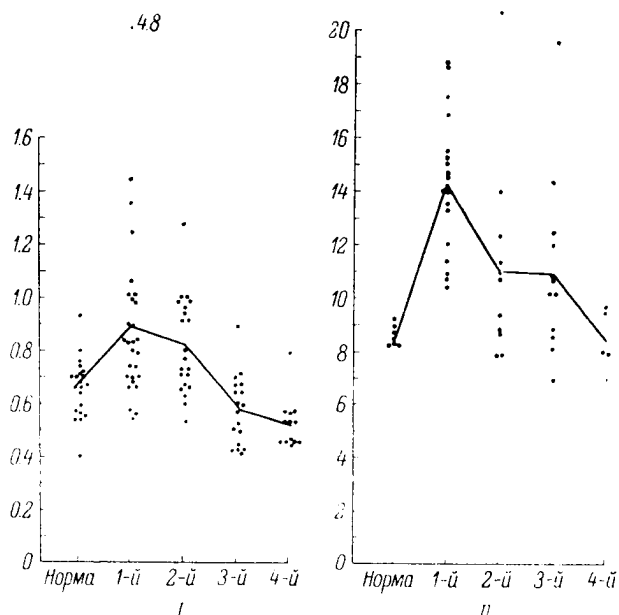


Рис. 3. Содержание азота аммиака (I) и амидного азота глутамина (II) в головном мозге крыс в норме и после введения CCl₄.

По оси абсцисс — дни опытов; по оси ординат — азот аммиака (I) и амидный азот глутамина (II) в мг%.

возрастание аммиака и глутамина в мозге. Эти данные дают право предположить наличие повышенного содержания аммиака в мозге при заболевании печени и у людей, что может в той или иной степени привести к нарушению деятельности центральной нервной системы. Однако на основании наших собственных данных мы не можем считать аммиак единственной причиной нервных расстройств при заболеваниях печени.

Выводы

1. При некоторых хирургических и химических повреждениях печени, нарушающих ее деятельность, содержание аммиака и глутамина в мозге животных (крыс) увеличивается.
2. Увеличение аммиака в мозге у животных является одним из факторов, вызывающих нарушение деятельности центральной нервной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Веселкин Н. В. и Б. Г. Гордон, *Вопр. мед. химии*, т. I, в. 6, 1955.
 Веселкин Н. В. и Б. Г. Гордон, *Докл. Акад. наук СССР*, т. 107, № 2, 1956а.
 Веселкин Н. В. и Б. Г. Гордон, *Вопр. медиц. химии*, т. II, в. 5, 1956б.

- Веселкин Н. В. и Б. Г. Гордон. Изменение содержания аммиака и глутамина в мозгу крыс при хирургических нарушениях деятельности печени. Л., 1957. (Рукопись. Инст. физиол. АН СССР).
- Гордон Б. Г., Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLI, № 4, 1956.
- Гордон Б. Г. и Т. О. Корякина. Применение глутаминовой кислоты при печеночной недостаточности у больных с порто-кавальным анастомозом. Л., 1954. (Рукопись. Инст. физиол. АН СССР).
- Гордон Б. Г. и М. В. Шепелев, Бюлл. exper. биол. и медиц., т. XLII, № 11, 1956.
- Корякина Т. О., Вестн. хирургии, т. 79, № 7, 1957.
- Лан Хси-чун, Яо Чуан-ван, Чиян Чао-эу, Вестн. хирургии, т. 79, № 7, 1957.
- Мартинсон Э. Э. и Л. Я. Тяхепылд, сб. «Вопросы биохимии нервной системы» под ред. А. В. Палладина, Изд. АН УССР, Киев, 1957.
- Bessman S. P. and A. N. Bessman, Journ. clin. invest., v. XXXIV, № 4, 1955.
- Flock E. V., M. A. Block, J. H. Grindlay, F. C. Mann and J. L. Bollman, Journ. Biol. Chem., v. 200, № 2, 1953.
- Hoffmann J., M. B. Himes, S. Lapan, R. Riszki and J. Post, Archives of Pathol., v. 59, № 4, 1955.
- Palmer E. D., Gastroenterology, v. 32, № 5, 1957.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ОТРАЖЕНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И ПЛАСТИЧЕСКОГО ОБМЕНОВ
В ОБНОВЛЕНИИ БИОХИМИЧЕСКОГО СУБСТРАТА НЕРВНОЙ ТКАНИ**

Г. Е. ВЛАДИМИРОВ

(Лаборатория биохимии нервной системы. Заведующий — Г. Е. Владимиров)

Одним из крупнейших достоинств изотопного метода исследования является то, что он позволяет отразить ход биосинтетических процессов *in vivo*. Изучение обновления различных химических веществ в ткани мозга широко развернулось и в СССР (лаборатории А. В. Палладина, Г. Е. Владимирова, Е. М. Крепса, В. А. Энгельгардта, В. О. Розенгарта, В. С. Шапова и некоторых других), и в других странах (Tarver a. Schmidt, 1939, 1942; Richter a. Caitonde, 1957; Waelsh, 1957, и др.). Однако до сих пор не было еще попыток обобщить полученный материал в отношении энергетической стороны процессов обновления основных веществ нервной ткани.

Почти вся освобождающаяся химическая энергия в мозге является результатом окисления глюкозы. Окисление ее осуществляется через образование ряда промежуточных продуктов — через гексозофосфаты и фосфорилированные продукты трехуглеродных соединений. Отсюда естественно ожидать, что интенсивность обновления фосфора всех этих промежуточных продуктов должна соответствовать интенсивности потребления глюкозы. Действительно, интенсивность обновления гексозофосфатов в ткани мозга высока (Владимиров и Рубель, 1957). С другой стороны, энергия окислительных процессов аккумулируется в непрерывно синтезирующемся универсальном энергетическом веществе — аденозинтрифосфорной кислоте (АТФ). Как показали опыты *in vitro*, произведенные рядом авторов (Ochoa, 1944; Bain a. Kohlenbrenner, 1950), поглощение одного грамм-атома кислорода приводит к образованию примерно трех (в среднем 2.5) грамм-молекул АТФ из АДФ. Так как уровень содержания АТФ остается постоянным, то приходится заключить, что сколько молекул АТФ образуется, столько же и распадается, т. е. все время идет круговорот фосфора между неорганическим фосфором, АТФ и другими фосфорными соединениями. Расчет показывает, что обновление лабильного фосфора АТФ и фосфокреатина в ткани мозга происходит в течение немногих минут. Проведенные в этом направлении эксперименты (Владимиров и Рубель, 1954) согласуются с таким допущением.

Интенсивность окислительного обмена мозга очень велика. У человека она определена *in vivo*. Так, Кетч (Kety, 1957) и его сотрудники нашли поглощение O_2 равным 3.3 мл/100 г мозга/мин. Как показывают опыты с тканевыми срезами, у мелких животных поглощение кислорода мозгом на 1 г веса еще выше (Krebs, 1950). Таким образом, нетрудно рассчитать,

что у человека на 1 г мозга в час освобождается 10 кал., в то время как среднее теплообразование на 1 г всего веса тела составляет в условиях мышечного покоя меньше 1 кал. У мелких же животных энерготраты, рассчитанные на 1 г мозга, по-видимому, достигают примерно 20 кал./час.

Возникает вопрос, на какие нужды используется такое большое количество энергии. Очевидно, можно указать два основных направления процессов, требующих значительных энергозатрат: 1) для осуществления синтетических реакций в ходе обновления химических субстратов мозга и 2) для обеспечения функциональной деятельности нервных элементов мозга.

Применение фосфатов, меченных радиоактивным изотопом фосфора, позволило приближенно охарактеризовать размеры обновления ряда фосфорсодержащих веществ (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Относительная удельная активность (отношение удельной активности фосфора соединения к удельной активности неорганического фосфора) некоторых фосфорсодержащих соединений в мозге крысы через 3 часа

(Владимиров, Иванова и Правдина, 1957)

	Содержание фосфора на 1 г мозга (в мг)	Относительная удельная актив- ность
Фосфолипиды	1.6	0.021
Энцопротенны	0.19	0.24
Рибонуклеиновая кислота . .	0.10	0.029
Дезоксирибонуклеиновая кислота	0.05	0.01
Фосфопротенны	0.035	0.48

Приведенные в табл. 1 цифры хорошо гармонируют и с теми данными, которые получены рядом других исследователей.

Далее, используя в качестве индикатора меченные радиоактивными изотопами (S^{35} и C^{14}) аминокислоты — глицин, метионин, лизин и тирозин, удалось показать быстрое включение этих аминокислот в состав белков мозга (Tarver a. Schmidt, 1942; Палладин и Вертаймер, 1955; Садикова и Скворцевич, 1955; Нечаева, 1957; Richter a. Gaitonde, 1957; Waelsch, 1957; Владимиров и Урнисон, 1957).

В ходе этих исследований было, однако, обнаружено, что меченая сера метионина в ткани мозга быстро переходит в состав и цистина, и глутатиона, и таурина (Richter a. Gaitonde; Нечаева), а радиоактивный углерод глицина — в углеродную цепочку ряда других аминокислот (серин, цистенин, аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота, глутамин и некоторые другие — Садикова и Скворцевич). Это обстоятельство лишает возможности сопоставить удельную активность аминокислоты в составе белка и в свободном состоянии. Напротив, в случае применения меченого тирозина меченый карбоксил последнего не передается в состав других аминокислот. Кроме того, количество белкового и свободного тирозина легко и точно может быть определено методом Бернгарта (Bernhart, 1938), что позволяет далее высчитать удельную активность этих

двух форм тирозина. Таким образом, применяя меченый тирозин, можно охарактеризовать размеры обновления аминокислотного состава белков мозга.

В наших опытах получилось, что в среднем через 75 мин. общая активность белков мозга оказалась равной активности безбелкового фильтрата, а содержание тирозина в белках оказалось в 170 раз больше, чем в безбелковом фильтрате. Отсюда средний срок половинного обновления белков мозга должен равняться примерно 5 суткам. Далее, в опытах с введением глицина сопоставление активности белков с активностью глутатиона позволило оценить скорость обновления и глутатиона (порядка одних суток). Скорость обновления гликогена подробно изучили М. И. Прохорова и З. Н. Тупикова (1957).

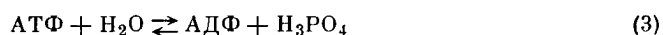
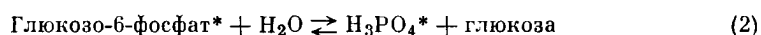
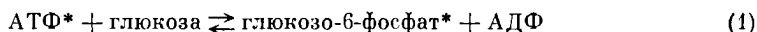
Таким образом, оказалось возможным охарактеризовать размеры обновления основных химических субстратов, входящих в состав ткани мозга (табл. 2), в микроэквивалентах на 1 г ткани в час.

ТАБЛИЦА 2
Размеры обновления различных веществ мозга

Вещество	Содержание в 1 г мозга (в мг)	Обновление в микроэквивалентах на 1 г в час	Источник
Суммарные белки . . .	100	3.0	Владимиров и Уринсон, 1957.
Глутатион	0.8	0.2	Там же.
Гликоген	1	1.67	Прохорова и Тупикова, 1957.
Фосфолипиды	60	0.36	Владимиров, Иванова и Правдина, 1957.
Фосфопротеины	?	0.19	
Липопротеины	?	0.50	Владимиров, Иванова и Правдина, 1957.
Нуклеиновые кислоты	1.5	0.03	

В ходе биосинтетических процессов энергия черпается, как правило, за счет аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Поэтому для учета той доли энергии этого универсального энергетического вещества, которая потребляется на синтетические процессы, необходимо знать общее количество энергии, аккумулируемой в составе АТФ, и величину свободной энергии гидролиза АТФ.

Свободную энергию (ΔF^0) гидролиза АТФ оказалось возможным определить, пользуясь радиоактивными индикаторами, экспериментально, путем исследования констант равновесия двух ферментативных реакций — гексокиназной (1) и фосфатазной (2), в сумме дающих реакцию гидролиза аденозинтрифосфорной кислоты (3). Ничтожные концентрации АТФ и глюкозо-6-фосфата определяются при этом радиометрически.



Исследования автора и его сотрудников (Гинодман, 1954; Владимиров, Власова, Колотилова, Лызлова и Пантелеева, 1957) показали, что ΔF^0 для суммарной реакции (3) значительно ниже, чем это принимали раньше, и равна 5.6 ккал./моль. При имеющихся в мозге концентрациях неорганических фосфатов, АТФ и АДФ она возрастает до 9 ккал./моль. В ходе окислительных процессов коэффициент фосфорилирования P/O , как было указано выше, равен в среднем 2.5. Следовательно, при переносе одной пары грамм-атомов водорода на кислород около $9 \times 2.5 = 22.5$ ккал. используется для образования АТФ. Так как реакция окисления двух грамм-атомов водорода субстрата до воды связана с освобождением примерно 56 ккал. энергии, то при образовании АТФ используется около 40% всей энергии окислительных процессов.

Располагая данными для скорости внедрения радиоактивных аминокислот и фосфора в состав различных соединений (табл. 2) и учитывая, что при синтезе ряда фосфорных соединений и гликогена тратятся по одной частице АТФ (т. е. 9 ккал./моль), а при синтезе пептидной связи — две (т. е. 18 ккал./моль), можно составить следующую таблицу, характеризующую расход энергии на синтез ряда веществ в ткани мозга (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Приблизительная затрата энергии АТФ на процесс обновления

Вещество	Характер связей	Обновление (в микроэквивалентах на 1 г в час)	Энергия, требующаяся на обновление (в ккал.)
Суммарные белки	Пептидные.	3.0	0.054
Глютамин	»	0.2	0.003
Гликоген	Глюкозидные.	1.67	0.015
Фосфолипиды	Фосфатные.	0.36	0.003
Фосфопротеины	»	0.18	0.0016
Липопротеины	»	0.50	0.0045
Нуклеиновые кислоты	»	0.03	0.0003
Сумма			0.082

Полученная сумма энергетических затрат составляет от общей величины энергозатрат, определенных по поглощению кислорода (10—20 ккал./г/час), ничтожную долю и всего 1—2% от энергии образовавшейся одновременно АТФ.

Приведенные в табл. 2 данные для фосфорных соединений, вероятно, будут несколько заниженными, так как вещества, являющиеся предшественником того или иного соединения, обладают активностью меньшей, чем неорганический фосфор, и, следовательно, относительная удельная активность, рассчитанная по отношению к фосфору веществ-предшественников, была бы выше.

Далее, приведенный список далеко не исчерпывает всех тех направлений, в которых происходят синтетические процессы в ткани мозга. Например, обновление в фосфолипиде одного атома фосфора может быть связано с присоединением к глицерину двух молекул жирных кислот и с присоединением к фосфорной кислоте холина. При синтезе холестерина,

при удлинении цепочки жирной кислоты может потребляться несколько, и в некоторых случаях — много частиц АТФ. Некоторые аминокислоты в ткани мозга могут превращаться друг в друга (Нечаева, Садикова и Скворцевич, 1957). Показан синтез аспарагиновой, глутаминовой кислот и глицина из глюкозы в измельченной ткани мозга (Winzler a. oth., 1952). Предстоит еще много сделать в области выяснения полного объема синтетической деятельности ткани мозга. Тем не менее, можно думать, что удельный вес уже изученных процессов довольно значителен в общей сумме синтетических процессов, связанных с затратой энергии. В пользу этого говорят сравнительные данные о пропикновении радиоактивного изотопа углерода глюкозы в гликоген и во все остальные вещества (Прохорова, Тупикова, 1957). Поступление радиоактивного изотопа углерода в последние очень незначительно. Можно думать, что при исчерпывающем учете всех синтетических процессов мозга затрата энергии на них вряд ли будет больше чем 2—3% от общей затраты энергии.

Из этого можно с уверенностью сделать заключение, что, несмотря на значительную скорость перестройки пластических веществ мозга, большая часть генерируемой в мозге энергии расходуется не на нее.

Известно, что нервная деятельность теснейшим образом связана с перемещением ионов против градиента их концентрации. Способностью перемещать ионы против градиента их концентрации, в частности выводить натрий из клеток в окружающую среду при помощи гипотетического «натриевого насоса», обладают, по-видимому, все живые клетки, но в нервных клетках эта способность становится основой всей их функциональной деятельности. Биофизическая сторона этого явления выражается в биоэлектрических потенциалах и токах действия, измерение которых дает возможность оценить энергию этих электрофизиологических процессов. Эта энергия невелика, она составляет только небольшие доли процента от общей величины энерготрат нервных элементов. Таким образом, при работе «натриевого насоса» полезный коэффициент этого аппарата очень низок.

Следует обратить внимание на то, что обменные реакции в мозге частично идут без осуществления того или иного процесса, имеющего функциональное значение. Такого рода «холостой ход» обменных реакций имеет место в тканях при некоторых отравлениях, например при отравлении α -динитрофенолом или солями мышьяковой кислоты. Если бы и в физиологических процессах имел место такой «холостой ход», то можно было бы теми или иными воздействиями добиться значительного снижения потребления кислорода без ущерба для функции мозга. Этого, однако, нет. У человека обусловленное различными причинами (мозговой атеросклероз, диабетическая кома, инсулиновая гипогликемия) снижение поглощения кислорода на 20% вызывает спутанное состояние сознания, а понижение на 25—40% — кому (Kety, 1957). Из этих наблюдений вытекает вывод о жизненной необходимости высокого уровня окислительных процессов.

Можно очень сильно замедлить обменные превращения всех веществ, снижая температуру тела животного. При этом обновление веществ, имеющих значение пластических веществ, входящих в структурные образования клеток (белки, фосфолипиды), тормозится несравненно резче, чем обновление веществ, имеющих энергетическое значение (например, гексофосфатов).

Так, при 21—24° удельная активность фосфолипидов была ниже, чем при нормальной температуре, в 6—8 раз, тогда как снижение удельной

активности гексозофосфатов составляло всего около 30%. Включение тирозина в белки мозга при 21° замедлялось в 15—20 раз (Владимиров, 1957).

Между подавлением функциональной деятельности мозга и торможением обмена веществ, имеющих пластическое значение, зависимость выражена более резко, нежели между торможением функциональной деятельности и обменом веществ, имеющих энергетическое значение. Понижение температуры тела у теплокровных животных всего на 5—8° уже влечет нарушение условнорефлекторной деятельности, а при температуре около 20° происходит прекращение электрофизиологических явлений в мозге. При этом окислительные и в особенности гликолитические процессы еще выражены довольно ярко (Владимиров, 1957; Гаевская, 1957; Савченко, 1958). Напротив, обновление белков и фосфолипидов снижается очень резко. Это позволяет сделать предположение, что функциональная деятельность мозга связана с энергетическим обменом через обновление каких-то веществ, имеющих структурное значение.

Методом радиоактивных изотопов был определен размер обновления большей части химических компонентов ткани мозга — аминокислотного состава белков и глутатиона, глюкозных остатков гликогена, фосфатных групп фосфопротеинов, липопротеинов, нуклеиновых кислот и фосфолипидов. Этот же метод позволил определить свободную энергию гидролиза АТФ путем определения констант равновесия гексокиназной и фосфатазной реакций. Полученные данные позволили приближенно определить долю общей энергии, идущую на осуществление синтетических процессов в ткани мозга. Эта доля оказалась очень небольшой, порядка немногих процентов. Большая часть энергии тратится на обеспечение функциональной деятельности нервной ткани. При гипотермии происходит наряду с резким снижением функциональной активности резкое снижение обновления веществ, имеющих структурное значение, в отличие от менее выраженного снижения веществ энергетических. На этом основании можно сделать предположение, что функциональная деятельность поддерживается обменом энергетических веществ через посредство обновления каких-то веществ, имеющих структурный характер.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимиров Г. Е., сб. «Вопросы биохимии нервной системы», под ред. А. В. Палладина, Изд. АН УССР, Киев, 1957.
 Владимир Г. Е., В. Г. Власова, А. И. Колотилова, С. Н. Лылова, Н. С. Пантелеева, Биохимия, т. 22, 1957.
 Владимир Г. Е., Т. И. Иванова и Н. И. Правдина, сб. «Вопросы биохимии нервной системы», под ред. А. В. Палладина, Изд. АН УССР, Киев, 1957.
 Владимир Г. Е. и Л. Н. Рубель, Докл. Акад. наук СССР, т. XCVI, № 5, 1954.
 Владимир Г. Е. и Л. Н. Рубель, сб. «Проблемы физиологии центральной нервной системы», посвящ. 70-летию со дня рожд. акад. К. М. Быкова, Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.
 Владимир Г. Е. и А. П. Уринсон, Биохимия, т. 22, в. 4, 1957.
 Гаевская М. С., сб. «Вопросы биохимии нервной системы», под ред. А. В. Палладина, Изд. АН УССР, Киев, 1957.
 Гинодман Л. М., Биохимия, т. 19, в. 6, 1954.
 Нечаева Г. А., Биохимия, т. 22, в. 3, 1957.
 Нечаева Г. А., Н. В. Садикова и В. А. Скворцович, сб. «Вопросы биохимии нервной системы», под ред. А. В. Палладина, Изд. АН УССР, Киев, 1957.

- Палладин А. В. и Н. Вертаймер, Докл. Акад. наук СССР, т. 102, № 2, 1955.
- Прохорова М. И. и З. И. Тупикова, сб. «Вопросы биохимии нервной системы», под ред. А. В. Палладина, Изд. АН УССР, Киев, 1957.
- Савченко О. И. Обмен некоторых фосфорных соединений в переживающем мозгу животных. Автореф. дисс. Л., 1958.
- Садикова Н. В. и В. А. Скворцович, Вопр. медиц. химии, т. II, вып. 2, 1956.
- Bain J. A. and R. M. Kohlenbrenner, Feder. Proceed., v. 9, № 1, part I, 1950.
- Bernhart F. W., Journ. Biol. Chem., v. 123, № 3, (Proceed. of the Amer. soc. of Biol. Chem.), 1938.
- Kety S. S., [Cб.] «Metabolism of the nervous system», London — N. Y., 1957.
- Krebs H. A., Biochim. et Biophys. Acta, v. 4, 1950.
- Ochoa S., Journ. Biol. Chem., v. 155, № 1, 1944.
- Richter D. and M. K. Gaitonde, [Cб.] «Metabolism of the nervous system», London — N. Y., 1957.
- Tarver H. and C. L. A. Schmidt, Journ. Biol. Chem., v. 130, № 1, 1939.
- Tarver H. and C. L. A. Schmidt, Journ. Biol. Chem., v. 146, № 1, 1942.
- Waelisch H., [Cб.] «Metabolism of the nervous system», London — N. Y., 1957.
- Winzler R. J., K. Moldave, M. E. Rafelson jr. and H. E. Pearson, Journ. Biol. Chem., v. 199, № 2, 1952.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ВЛИЯНИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ
НА НЕКОТОРЫЕ СТОРОНЫ ФОСФОРНОГО ОБМЕНА МОЗГА**

*С. В. ГАСТЕВА, О. В. МАЛИНОВСКИЙ, Л. Ф. ПОМАЗАНСКАЯ,
И. П. УЛЫБИНА и Д. А. ЧЕТВЕРИКОВ*

(Лаборатория радиобиологии. Заведующий — Д. А. Четвериков)

За последнее время получено большое количество фактов, касающихся нарушений функций нервной системы и морфологических изменений в ней, вызванных действием на организм лучевого фактора. Что же касается влияния ионизирующей радиации на обмен веществ в нервной ткани, то этот вопрос находится в самом начальном периоде изучения. Отсутствие литературных сводок по этому вопросу делает необходимым включение в данную статью очень краткого обзора основных исследований, посвященных действию ионизирующей радиации на обмен веществ в нервной ткани.

По мнению некоторых авторов, биохимические системы нервной ткани обладают высокой радиорезистентностью. Так, Флоршейм, Дорнбах и Мортон (Florsheim, Doernbach a. Morton, 1952; Florsheim a. Morton, 1954) подробно исследовали влияние массивных доз ионизирующей радиации на течение окислительных процессов, фосфорилирование и включение P^{32} в мозговую ткань мышей разного возраста (in vivo и в гомогенатах). Никаких отклонений от нормы при этом не обнаружено, даже при дозах порядка 20 000 г.

Существуют, однако, факты, свидетельствующие о том, что при действии ионизирующей радиации обмен веществ в нервной ткани претерпевает довольно значительные изменения.

В работе Н. Н. Блохина, Б. М. Граевской и Р. Я. Кейлиной (1947) показано, что под влиянием длительного облучения значительно возрастает потребление глюкозы мозгом. В то же время, как было обнаружено в более поздних исследованиях, эффективность использования глюкозы мозговой тканью при облучении головы дозами 500 и 7000 г снижается. Можно думать, что энергетический обмен частично переключается с окислительного на гликолитический путь (Минаев, 1954а, 1954б; Голубцова, Моисеев и Сафронова, 1956). С другой стороны, по данным В. С. Луссенко и И. П. Маевской (1956), при общем облучении кроликов дозами 600 и 900 г уже через 10—20 мин. после облучения гликолитическая активность мозговой ткани значительно снижается, уменьшается количество преформированной молочной кислоты, количество гликогена увеличивается.

А. Д. Снежко (1956, 1957) показала, что при тотальном облучении кроликов 1000 г и облучении головы дозой в 3000 г сразу после облучения

наступает депрессия окислительных процессов, которая продолжается и углубляется в течение 2—3 час. после облучения, а иногда и дольше. К 4 часам большей частью происходит возврат к норме, и часто интенсивность окислительных и гликолитических процессов и соотношение между ними изменяются в пользу гликолиза.

В отношении аммиака и глутамина имеющиеся в литературе указания противоречивы. По данным В. С. Лусенко и И. П. Маевской, содержание аммиака сразу после облучения падает и увеличивается количество глутамина и АТФ. Эти сдвиги авторы считают признаками угнетения функции головного мозга. В отличие от этих авторов, М. Х. Мустафин (1956) обнаружил увеличение содержания аммиака в ткани мозга после облучения головы крыс, что говорит о наступлении возбуждения в центральной нервной системе. После общего облучения крыс и собак дозами летальными, но малой мощности не наблюдается изменений ни в содержании аммиака, ни в содержании глутамина.

Не наблюдается также изменений в содержании аминокислот в мозге при локальном облучении головы рентгеновыми лучами в дозах 10 000—16 000 г (Минаев, 1957). Оно несколько снижается лишь при общем облучении пятикратной смертельной дозой.

Белковый обмен мозга при облучении наиболее систематично исследован С. Н. Александровым (1956а, 1956б, 1956в). Он показал, что скорость включения меченого метионина в белки мозга довольно значительно изменяется после облучения, в зависимости от условий облучения, полученной дозы и характера течения лучевой болезни.

К. И. Погодаев, М. С. Осипова и З. И. Кунеева (1957) отмечают, что уже через 20 мин. после облучения интенсивность белкового обмена (распад и ресинтез белков) снижается в разных отделах мозга при дозе 100 г, не изменяется при 1000 г и повышается при 1500 г.

Данных, касающихся изменения скорости обновления нуклеиновых кислот мозга после облучения, в литературе нам найти не удалось. Что же касается содержания нуклеиновых кислот в мозговой ткани, то отчетливых изменений после облучения не обнаружено (Голубцова и др., 1956; Диковенко, 1957, и др.). Однако гистохимический анализ показывает, что при этом происходит изменение физико-химических свойств нуклеопротеидов (сдвиг изоэлектрической точки в кислую сторону) и уменьшение их количества в особо ранимых отделах центральной нервной системы (диэнцефалическая область и ретикулярная субстанция) (Шабадаш, 1957). В коре головного мозга, по гистохимическим данным, количество РНК несколько растет, а в спинном мозгу — уменьшается (Куршакова, 1957).

Влияние облучения на обмен липидов мозга изучали Альтман и др. (Altman, Casarett, Noonan a. Salomon, 1949). Они показали, что на 3-й день после облучения скорость включения C^{14} в фосфолипиды мозговой ткани возрастает в 3 раза по сравнению с нормой. Хевени и Дрейфус (Hewes, Dreyfus, 1951) наблюдали повышение скорости включения меченого ацетата в липиды мозга уже через несколько часов после облучения 800 г.

Шварц и др. (Schwarz, Riggs, Glick a. oth., 1952) при помощи метода инфракрасной спектроскопии обнаружили изменение в соотношении между количеством безамидных липидов и белков мозга кроликов через 1—2 дня после облучения 500—800 г. Количество безамидных липидов при этом снижается.

Гистохимическими методами обнаружен липофанероз в мозговой ткани кроликов сразу после облучения несколькими тысячами рентген (Бузни

и Никитин, 1934). Эти результаты были позднее подтверждены С. А. Никитиным (1938) при облучении 600 г.

Приведенные литературные данные, несмотря на их малочисленность и разрозненность, все же показывают, что под влиянием ионизирующей радиации наступают определенные изменения в течение белкового, жирового и углеводного обменов нервной ткани.

Можно предположить, что одной из причин нарушений обмена веществ в облученной ткани является повреждение ферментных систем ионизирующей радиацией. К сожалению, работ, посвященных влиянию радиации на ферментные системы нервной ткани, очень мало и полученные данные противоречивы. Так, Дулл (Doull, 1954) не нашел изменений холинэстеразной активности мозга при тотальном облучении 1200 г. Серлин и Котзиас (Serlin a. Cotzias, 1957) и Флоршейм и Мортон обнаружили небольшое снижение холинэстеразной активности вскоре после облучения большими дозами (несколько тысяч рентген). И. А. Пигалев (1954) наблюдал увеличение холинэстеразной активности в первые дни после острого отравления радиоактивными веществами и последующее ее торможение.

В отношении действия облучения на фосфатазы мозга известны главным образом отрицательные результаты. Не обнаружено никаких изменений активности аденозинтрифосфатазы мозга мышей при облучении 300—1000—1500 г (Прокудина, 1956), 5-нуклеотидазы при облучении мышей 30 000 г (Petersen, Deroin, DuBois, 1953). М. А. Преснов (1955), пользуясь гистохимическим методом исследования, не нашел изменения активности кислой и щелочной фосфатаз мозга при разных вариантах облучения. Значительное изменение активности щелочной фосфатазы мозга описано только в работе Джерардуччи (Gherarducci, 1953). По его данным, через 42 часа после облучения активность щелочной фосфатазы мозга крыс весом 70 г падает до нуля, затем постепенно повышается, но не достигает нормального уровня даже через 10 суток после облучения.

При сопоставлении данных, касающихся изменений метаболизма в нервной системе облученного организма, с данными о нарушении ее функции можно прийти к выводу, что в большинстве случаев сдвиги в обмене веществ обнаруживаются в более поздние сроки и при действии более массивных доз по сравнению с функциональными нарушениями. Такие метаболические сдвиги следует считать, по всей вероятности, вторичными, опосредованными изменениями, и их нельзя рассматривать как звенья того пускового биохимического механизма, который лежит в основе реакции нервной ткани на лучевое воздействие.

Чем больше времени проходит с момента действия на организм лучевого фактора, чем глубже развивается лучевая болезнь, тем более усложняется взаимное переплетение и наложение первичных и вторичных изменений в нервной системе, тем труднее выявить начальные биохимические нарушения. Отсюда понятно стремление многих радиобиологов к изучению ранних, начальных биохимических изменений, появляющихся непосредственно после начала облучения тканей и развивающихся далее в первые часы после облучения (Франк, 1955, 1957). Бак и Александер (Bacq, Alexander, 1955) считают, что, если изучению подлечит сам по себе эффект ионизирующей радиации, то действительными являются только те биохимические наблюдения, которые производятся в течение немногих часов после облучения.

В задачу настоящей работы входило изучение ранних изменений в обмене фосфолипидов мозга и активности фосфатаз мозговой ткани после общего облучения животных рентгеновыми лучами.

Выбор фосфолипидов как объекта исследования отнюдь не случаен. В настоящее время накапливается все больше и больше доказательств в пользу того, что фосфолипиды нервной ткани играют важную роль в ее жизнедеятельности (Крепс, 1956). Кроме того, было показано, что обмен фосфолипидов мозга более чувствителен по сравнению с обменом других исследованных фосфорсодержащих веществ мозговой ткани к воздействию такого повреждающего обменные процессы фактора, как гипоксия (Крепс, Смирнов и Четвериков, 1954; Четвериков, 1955а, 1955б).

Изучение фосфатаз мозга представляет интерес в связи с тем, что есть основание предполагать их участие или по крайней мере одной из них — щелочной фосфатазы в обмене фосфолипидов мозга (Чирковская, 1956).

Для того чтобы установить, имеются ли специфические черты в ранней метаболической реакции мозга в ответ на действие ионизирующей радиации, параллельно изучался обмен фосфолипидов в селезенке, типичном радиочувствительном органе, и в печени.

Исследование интенсивности обмена фосфолипидов проводилось методом радиоактивных индикаторов (с применением радиоактивного изотопа фосфора P^{32}), важным преимуществом которого является возможность исследовать скорость метаболических процессов прижизненно на целом животном. Такой методический подход находится в полном соответствии с положением, высказанным Г. М. Франком: «Одной из существенных задач современной радиобиологии являются поиски способов прижизненной индикации, а по возможности — химической и физико-химической характеристики наиболее ранних изменений в органах и тканях организма при лучевой болезни» (Франк, 1957, стр. 91).

Методика

Работа проводилась на самцах белых крыс весом 200—240 г. Животные облучались рентгеновыми лучами аппаратом РУМ-11 при следующих условиях: напряжение 190 кВ, сила тока 10 ма, фильтр 0.5 мм $Cu + 1.0$ мм Al , кожно-фокусное расстояние 100 см, время облучения 90 мин., общая доза в воздухе — 380 г.

Об интенсивности обмена фосфолипидов судили по скорости включения в эту фракцию меченого неорганического фосфата.

Радиоактивный фосфат вводился подкожно из расчета 0.3 милликюри на 1 кг веса животного. Через 2 часа животное обезглавливалось, извлекались большие полушария головного мозга, печень и селезенка. Мозг очищался от оболочек и крупных кровеносных сосудов, обмывался в физиологическом растворе и обсушивался фильтровальной бумагой. Навески растирались в смеси хлороформа с метанолом (2 : 1) для извлечения липидов. Белковый осадок отмывался от остатков липидов и заливался 10%-й трихлоруксусной кислотой для извлечения неорганического фосфата, который осаждался из трихлоруксусного экстракта по методу Делори. Липидный экстракт тщательно отмывался от остатков неорганического фосфата 0.1 N и 0.01 N соляной кислотой и минерализовался.

Печень и селезенка отмывались в физиологическом растворе, затем измельчались в кашу, которая трехкратно промывалась физиологическим раствором для удаления крови. Навески промытых тканей растирались с 10%-й трихлоруксусной кислотой. После центрифугирования из трихлоруксусного экстракта осаждался неорганический фосфат, из осадка после многократного промывания трихлоруксусной кислотой извлекались липиды спирто-эфирной и спирто-хлороформной смесями. Соединенные липидные экстракты минерализовались.

В каждой из полученных фракций (фосфолипидной и неорганического фосфата) определялось количество фосфора и радиоактивность. Из полученных данных вычислялась удельная радиоактивность (УР) фосфора каждой фракции, т. е. количество импульсов в минуту на 1 микрограмм фосфора фракции и отсюда — относительная удельная радиоактивность фосфора фосфолипидов (ОУР), т. е. отношение УР фосфора фосфолипидов к УР фосфора неорганического фосфата, выраженное в процентах. Эта величина характеризует скорость включения неорганического фосфата исследуе-

мых тканей в фосфолипиды этих тканей и может служить мерой интенсивности обмена фосфолипидов.

Все исследованные крысы делились на 5 групп. I группа (24 крысы) — контрольные, необлученные животные. Во II группу (18 крыс) были включены животные, которым радиоактивный фосфат вводился за 10 мин. до начала облучения, продолжавшегося 100 мин. (3 раза по 30 мин. с двумя перерывами по 5 мин.). Животные забивались через 10 мин. после окончания облучения. III группе (17 крыс) радиоактивный фосфат вводился сразу после окончания облучения, IV группе (11 крыс) — через 2 часа; V-й группе (15 крыс) — через 4 часа после окончания облучения.

Таким образом, обмен фосфолипидов у облученных животных исследовался на протяжении четырех последовательных двухчасовых периодов (во время облучения, 0—2 часа, 2—4 часа и 4—6 часов после окончания облучения).

Для изучения активности кислой и щелочной фосфатаз были использованы также белые крысы, подвергавшиеся общему однократному облучению рентгеновыми лучами в дозе 350 г (в воздухе). Активность фосфатаз определялась в коре больших полушарий мозга через разные сроки после облучения. Мозговая ткань гомогенизировалась в дистиллированной воде, активность фосфатаз определялась при соответствующих значениях pH по методу Флекснера и выражалась в микрограммах неорганического фосфора, отщепленного от субстрата (глицерофосфат натрия) за 1 час инкубации при 37°.

Результаты исследований

Средние величины ОУР фосфора фосфолипидов у контрольных животных составляют: для мозга — $1.91 \pm 0.19\%$, для печени — $6.20 \pm 0.17\%$, для селезенки — $2.87 \pm 0.11\%$.

Полученные для каждого опыта величины ОУР фосфора фосфолипидов выражались в процентах по отношению к средней величине контроля, который принимался за 100%.

Мозг. Данные по ОУР фосфолипидов мозга представлены на рис. 1. Уже во время облучения происходит снижение ОУР фосфолипидов в среднем до 79% от нормального уровня. Снижение это продолжается и в первые 2 часа после облучения (83% от контроля). Достоверность снижения ОУР фосфолипидов в этих двух группах подтверждается статистически ($P < 0.01$).

В последующие периоды (2—4 и 4—6 часов после облучения) средняя скорость включения P^{32} в фосфолипиды мозга приближается к норме (92 и 96% соответственно от величины контроля). В эти сроки наблюдается значительная неоднородность данных. Так, если вариационный коэффициент ОУР фосфора фосфолипидов для контрольных животных (I группа) составляет 5.0%, для II и III групп соответственно 13.7 и 15.9%, то в IV и V группах он равен 25.1 и 23.9%.

Печень и селезенка. Как видно из рис. 2 и 3, динамика изменения скорости включения P^{32} в фосфолипиды печени и селезенки под влиянием облучения сходна в обоих органах, но резко отличается от той картины, которая наблюдается в мозге.

Во время облучения и в печени, и в селезенке ОУР фосфолипидов повышается (на 12 и 15%), но это повышение статистически недостоверно.

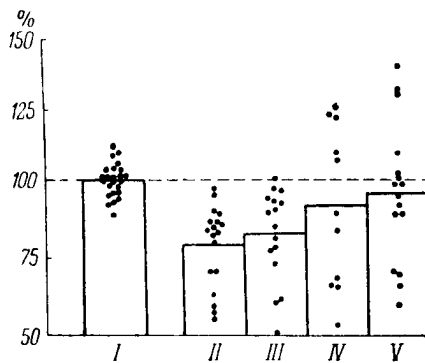


Рис. 1. Относительная удельная радиоактивность (ОУР) фосфора фосфолипидов больших полушарий мозга крыс (в процентах к средней величине контроля).

Точки — данные, соответствующие отдельным животным; столбики — средние величины для каждой группы. I — контрольные, необлученные животные; II — во время облучения; III — за период 0—2 часа после облучения; IV — за период 2—4 часа после облучения; V — за период 4—6 часов после облучения.

Сразу после облучения скорость включения P^{32} в фосфолипиды резко возрастает (на 38% в печени и на 37% в селезенке). В период 2—4 часа после облучения ОУР фосфолипидов печени и селезенки остается повышенной, в среднем на 45 и 39% соответственно, но у отдельных крыс она снижается до уровня контролей или даже еще ниже. Это повышение интенсивности обмена в периоды 0—2 и 2—4 часов после облучения статистически достоверно (<0.05 для селезенки в период 2—4 часа и <0.01 для остальных случаев). В последующем периоде (4—6 часов после

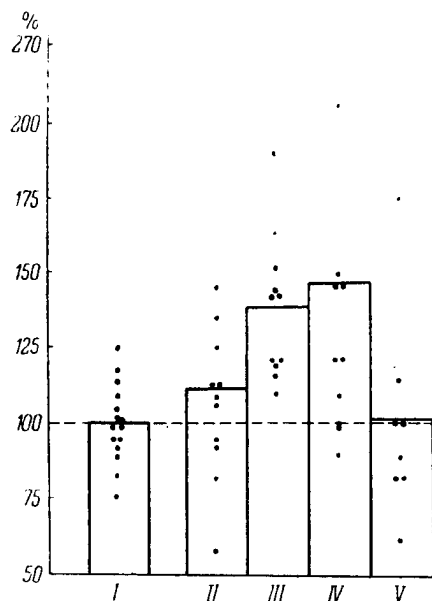


Рис. 2. ОУР фосфора фосфолипидов печени крыс.

Обозначения те же, что на рис. 1.

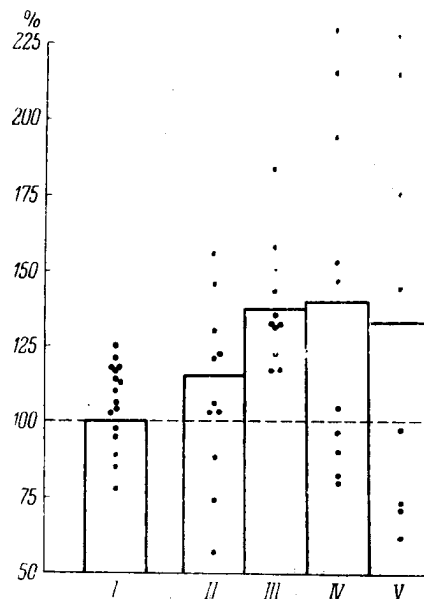


Рис. 3. ОУР фосфора фосфолипидов селезенки крыс.

Обозначения те же, что на рис. 1.

облучения) разброс данных становится еще больше, подобно тому как это наблюдалось в мозге. У этой группы крыс средняя величина ОУР фосфолипидов селезенки остается выше нормы на 32%, в печени не отличается от нормы.

Изучение влияния ионизирующей радиации на активность фосфатаз мозговой ткани было начато с проверки данных Джерардуччи. Активность кислой и щелочной фосфатаз определялась в мозге крыс весом около 70 г через 42, 47, 72 и 94 часа после общего облучения в дозе 350 г. Изменений в активности обоих ферментов обнаружено не было. Таким образом, результаты, полученные Джерардуччи, подтвердить не удалось, несмотря на ряд вариантов в постановке опытов.

При более подробном исследовании активности обеих фосфатаз коры больших полушарий взрослых крыс в разные сроки (2, 30 мин., 1, 2 и 3 часа и 2, 7, 11 и 25 суток) после облучения было найдено кратковременное незначительное понижение, в среднем на 15% активности щелочной фосфатазы через 30 мин. после облучения. Это понижение имело место в 15 случаях из 20. Никаких существенных изменений в активности кислой фосфатазы мозга в этих опытах не наблюдалось.

Производилось также гистохимическое изучение кислой и щелочной фосфатаз по методу Гомори в прописи М. А. Преснова (1954) в различных участках головного мозга и шейных межпозвоночных узлах крыс, облученных рентгеновыми лучами в дозе 350 г и убитых через 30 мин., 2 и 24 часа после облучения. При этом не удалось обнаружить изменений в характере распределения и степени активности щелочной и кислой фосфатаз различных участков головного мозга и межпозвоночных узлов у облученных животных по сравнению с необлученными. Эти результаты подтверждают данные М. А. Преснова.

Обсуждение результатов

В результате проведенной работы удалось показать вполне отчетливое, статистически достоверное подавление интенсивности обмена фосфолипидов мозговой ткани, которое наступает уже во время общего облучения крыс рентгеновыми лучами в дозе 380 г и продолжает оставаться сниженным на протяжении первых двух часов после окончания облучения. Это временное снижение фосфолипидного обмена мозга свидетельствует о быстрой реакции этой биохимической системы нервной ткани на действие ионизирующей радиации. Что же является непосредственной причиной установленного подавления обмена фосфолипидов? Наиболее вероятное объяснение этого факта может быть найдено путем сопоставления полученных результатов с работой А. Д. Снежко, которая показала, что сразу после облучения наступает отчетливая депрессия окислительных процессов мозговой ткани, продолжающаяся 2—3 часа после облучения. С другой стороны, еще ранее были получены доказательства в пользу чувствительности фосфолипидного обмена мозга к кислородному голоданию (Крепс, Смирнов и Четвериков, 1954; Четвериков, 1955а, 1955б). Таким образом, можно предположить, что одной из причин снижения скорости обмена фосфолипидов мозга, наступающего сразу после начала облучения, является угнетение окислительных процессов мозговой ткани, вызванное, как показала А. Д. Снежко, прямым действием ионизирующей радиации на мозг. И то и другое изменение в ходе обмена веществ мозговой ткани длится всего несколько часов, после чего наступает нормализация.

Попытка объяснить подавление обмена фосфолипидов мозга как результат снижения окислительных процессов мозговой ткани не может считаться единственно возможной. Есть достаточное количество литературных данных, показывающих, что ионизирующая радиация, не влияя существенным образом на интенсивность окислительных процессов в тканях, может в значительной степени подавлять процесс окислительного фосфорилирования (Ashwell a. Hickman 1952, 1953; Maxwell a. Ashwell, 1953; Bekkum, Yongepier, Nieuwerkerk a. Cohen, 1954; Bekkum, 1955; Мытарева, 1956, и др.). Понижение интенсивности окислительного фосфорилирования, приводящее к подавлению синтеза макроэргических фосфорных соединений, может явиться причиной снижения интенсивности обмена фосфолипидов (и других сложных химических компонентов ткани) в той же мере, что и депрессия окислительных тканевых процессов. Не исключена возможность, что причиной снижения синтеза фосфолипидов мозговой ткани могут являться и та и другая причины вместе.

Не может быть оставлен без обсуждения и другой вопрос: в какую связь можно поставить подавление обмена фосфолипидов мозга с изменениями функциональной активности центральной нервной системы у облученных животных? Работами Е. М. Крепса и сотрудников, Г. Е. Влади-

мирова и сотрудников (Владимиров, 1953, 1954а, 1954б; Владимиров, Иванова и Правдина, 1954; Крепс, 1957; Крепс, Смирнов и Четвериков, 1954; Смирнов, 1955) можно считать доказанным, что понижение уровня функциональной активности центральной нервной системы (сон, наркоз, охранительное торможение и т. д.) всегда сопровождается снижением скорости обновления белков, нуклеопротеидов и фосфолипидов. Следовательно, мы вправе ожидать, что у животных в ранние сроки после начала облучения можно обнаружить понижение функциональной активности центральной нервной системы.

Действительно, Ю. Г. Григорьев (1954) показал, что электрическая активность мозга человека снижается уже через несколько минут после начала облучения головы. Сразу же после облучения ряд авторов наблюдал снижение биоэлектрической активности мозга или нарушение нормального ритма биоэлектрических колебаний, снижение реактивности коры больших полушарий и угнетение условнорефлекторной деятельности (Минаев, 1954а, 1954б, 1955; Янсон, 1957; Домшлак, Аврунина, Григорьев, Даренская, 1957; Кяндарян, Папоян, Бегларян и др., 1957).

Таким образом, можно предположить, что один из возможных биохимических механизмов, лежащих в основе функциональных расстройств со стороны центральной нервной системы, вызываемых действием ионизирующей радиации, является нарушение обмена фосфолипидов мозга наряду с нарушениями и других биохимических систем. В свою очередь эти биохимические сдвиги можно рассматривать как следствие подавления окислительных процессов мозговой ткани и, возможно, снижения их биологической эффективности.

Опыты по исследованию активности фосфатазы мозга у облученных крыс не дают в настоящее время никаких оснований для предположения, что раннее подавление фосфолипидного обмена мозга связано с изменением активности фосфатаз мозговой ткани.

Что касается результатов, полученных в отношении обмена фосфолипидов печени и селезенки, то истолкование их пока что представляется крайне затруднительным. Во всяком случае, совершенно очевиден тот факт, что метаболическая лучевая реакция этих тканей резко отличается от реакции мозговой ткани, по крайней мере в отношении обмена фосфолипидов. Анализ этих фактов станет возможным только после дальнейших исследований.

Выводы

1. При общем облучении крыс рентгеновыми лучами в дозе 380 г скорость включения меченого неорганического фосфата в фосфолипиды больших полушарий снижается (в среднем на 20%) уже в период облучения и остается на этом уровне в первые 2 часа после окончания облучения. В течение последующих 4 часов наблюдается большой разброс данных, однако в среднем скорость включения постепенно повышается, приближаясь к уровню контроля.

2. Наблюдаемые ранние изменения скорости обмена фосфолипидов в печени и в селезенке под влиянием общего облучения сходны между собой и резко отличаются по своему характеру от изменений обмена фосфолипидов мозговой ткани. В печени и в селезенке во время облучения скорость включения неорганического фосфата в фосфолипидную фракцию имеет тенденцию к повышению. В последующие 4 часа скорость включения повышается отчетливо (в среднем более чем на 35% по сравнению с контролем).

3. При энзимологическом и гистохимическом изучении активности щелочной и кислой фосфатаз мозга крыс в ранние сроки после общего облучения не удалось установить отчетливых изменений в активности этих ферментов. Поэтому в настоящее время нет оснований для предположения, что подавление обмена фосфолипидов мозга после облучения связано с изменением активности фосфатаз мозговой ткани.

4. Обнаруженное снижение интенсивности обмена фосфолипидов мозга крыс в ранние сроки после начала воздействия ионизирующей радиации может быть поставлено в связь с литературными данными о подавлении окислительных процессов в ткани мозга в первые часы после облучения.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров С. Н., Докл. Акад. наук СССР, т. 106, № 1, 1956а.
 Александров С. Н., Докл. Акад. наук СССР, т. 106, № 2, 1956б.
 Александров С. Н., Докл. Акад. наук СССР, т. 106, № 3, 1956в.
 Блохин Н. Н., Б. М. Граевская и Р. Я. Кейлина, Бюлл. экпер. биол. и медиц., т. XXIII, в. 5, 1947.
 Бузин Н. А., С. А. Никитин, Тр. Одесск. рентг.-онкол. инст., вып. 2, 1934.
 Владимиров Г. Е., Физиол. журн. СССР, т. XXXIX, № 1, 1953.
 Владимиров Г. Е., сб. «Успехи биологической химии», т. 2, Медгиз, М., 1954а.
 Владимиров Г. Е., сб. «Биохимия нервной системы», Изд. АН УССР, Киев, 1954б.
 Владимиров Г. Е., Т. Н. Иванова и Н. И. Правдина, Биохимия, т. 19, в. 5, 1954.
 Голубцова А. В., Е. В. Монсеенко и М. И. Сафронова, Бюлл. экпер. биол. и медиц., т. XLII, № 9, 1956.
 Григорьев Ю. Г., Вестн. рентгенол. и радиол., № 4, 1954.
 Диковенко Е. А., Тр. Всесоюзн. конфер. по медиц. радиологии. Экпер. медиц. радиол., Медгиз, М., 1957.
 Домшлак М. Н., Г. А. Аврунина, Ю. Г. Григорьев, Н. Г. Даренская, Вестн. рентгенол. и радиол., № 2, 1957.
 Кренис Е. М., Успехи совр. биол., т. XLI, в. 3, 1956.
 Кренис Е. М., Журн. высш. нервн. деят., т. VII, в. 1, 1957.
 Кренис Е. М., А. А. Смирнов и Д. А. Четвериков, сб. «Биохимия нервной системы», Изд. АН УССР, Киев, 1954.
 Куршакова Н. Н. Тез. докл. на Всесоюзн. научно-технич. конфер. по примен. радиоактивных и стабильных изотопов и излучений в народн. хоз. и науке, М., 1957.
 Кяндарян К. А., С. А. Напоян, А. Г. Бегларян, А. А. Загацкая и Р. К. Арутюнян, Докл. Акад. наук СССР, т. 112, № 2, 1957.
 Лусенко В. С., И. П. Маевская, Сессия АН УССР, посвящ. вопросам использ. атомн. энергии в мирных целях, Тез. докл., Киев, 1956.
 Минаев Н. Ф., сб. «Биохимия нервной системы», Изд. АН УССР, Киев, 1954а.
 Минаев Н. Ф., Журн. общ. биол., т. XV, № 6, 1954б.
 Минаев Н. Ф., сб. «Сессия Академии наук СССР по мирному использованию атомной энергии», Заседания отд. биол. наук, Изд. АН СССР, М., 1955.
 Минаев Н. Ф., II конфер. по биохим. нервн. сист., Тез. докл., Киев, 1957.
 Мустафин М. Х. Влияние общего и местного рентгеновского облучения на содержание аммиака в ткани мозга животных. Автореф. дисс. Л., 1956.
 Мытарева Л. В., Медиц. радиол., т. I, № 1, 1956.
 Никитин С. А., Тр. Одесск. рентг.-онкол. инст., вып. 3, 1938.
 Пигалев Н. А., сб. «Биологическое действие излучений и клиника лучевой болезни», Медгиз, М., 1954.
 Погодаев К. П., М. С. Осипова и З. П. Кунеева, II конфер. по биохим. нервн. сист., Тез. докл., Киев, 1957.
 Преснов М. А., Журн. общ. биол., т. XV, № 5, 1954.
 Преснов М. А., Вестн. рентгенол. и радиол., № 2, 1955.
 Прокудина Е. А., Медиц. радиол., т. I, № 6, 1956.
 Смирнов А. А., Докл. Акад. наук СССР, т. 101, № 5, 1955.
 Снежко А. Д., Биофизика, т. I, в. 6, 1956.

- Снежко А. Д., Тез. докл. на Всесоюзн. научно-технич. конфер. по примен. радиоактивных и стабильных изотопов и излучений в народн. хоз. и науке, М., 1957.
- Франк Г. М., сб. «Действие облучения на организм» (Докл. сов. делегации по мирному использ. атомн. энергии, Женева, 1955). Изд. АН СССР, М., 1955.
- Франк Г. М., Тр. Всесоюзн. конфер. по медиц. радиологии. Экспер. медиц. радиол., Медгиз, М., 1957.
- Четвериков Д. А., Докл. Акад. наук СССР, т. 105, № 6, 1955а.
- Четвериков Д. А., Тез. докл. научн. конфер. по физиол. и патол. дыхания, гипо- и гипероксии и кислородной терапии, Киев, 1955б.
- Чирковская Е. В., Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 6, 1956.
- Шабаташ А. Л., Тез. докл. на Всесоюзн. научно-технич. конфер. по примен. радиоактивных и стабильных изотопов и излучений в народн. хоз. и науке, М., 1957.
- Янош З. А., Тр. Всес. конфер. по медиц. радиологии. Экспер. медиц. и радиол., Медгиз, М., 1957.
- Altman K. J., G. W. Casarett, T. R. Noonan and K. Salomon. Feder. Proceed. v. 8, № 1, part II, 1949.
- Ashwell G. and J. Hickman, Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med., v. 80, № 3, 1952.
- Ashwell G. and J. Hickman, Journ. Biol. Chem., v. 201, № 2, 1953.
- Bacq Z. M., P. Alexander. Fundamentals of Radiobiology. N. Y., 1955.
- Bekkum D. W. van, Biochem. et biophys. Acta, v. 16, № 3, 1955.
- Bekkum D. W. van, H. J. Yongepier, H. T. M. Nieuwerkerk and J. A. Cohen, Brit. Journ. Radiol., v. XXVII, № 314, 1954.
- Doull J. Цит. по: K. P. Dubois and D. F. Petersen, Ann. Rev. Nucl. Sci., v. 4, 1954.
- Florsheim W., C. Doernbach and M. E. Morton, Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med., v. 81, № 1, 1952.
- Florsheim W. and M. E. Morton, Amer. Journ. Physiol., v. 176, № 1, 1954.
- Gherarducci D., Boll. Soc. ital. biol. sperim., v. XXIX, № 7, 1953.
- Hevesy G., G. Dreyfus, Ark. f. Kem., v. 4, № 22, 1951.
- Maxwell E. and G. Ashwell, Arch. Biochem. a. Biophys., v. 43, № 2, 1953.
- Petersen D. F., J. Deroin and K. P. Dubois, Feder. Proceed., v. 12, № 1, part II, 1953.
- Schwarz H. P., H. E. Riggs, C. Glick, J. McGrath, W. Cameron E. Beyer, E. Bew and R. Childs, Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med., v. 80, № 3, 1952.
- Serlin J. and G. Cotzias, Rad. Research, v. 6, № 1, 1957.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. П. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭВОЛЮЦИИ ФОСФОРНОГО ОБМЕНА МОЗГА

Е. М. КРЕПС

(Лаборатория сравнительной биохимии. Заведующий — Е. М. Крепс)

Исключительно важная роль, которую фосфорные соединения играют в обмене веществ живой клетки и особенно в обмене мозга, широко известна.

Наиболее ярко она выражена в статье В. А. Энгельгардта «Фосфорная кислота и функции клетки» (1945). Трудно найти такую сторону обмена веществ или проявления жизнедеятельности, в которой фосфорные соединения не играли бы существенной роли.

При обязательном и решающем участии фосфорной кислоты протекают брожение и дыхание — эти два величайших двигателя, на работе которых покоится существование и деятельность всех живых организмов. Энергия, освобождающаяся в экзотермических реакциях обмена веществ, аккумулируется в богатых энергией соединениях фосфорной кислоты, прежде всего АТФ.

Синтез белка в клетке идет, по-видимому, при участии нуклеопротеинов — сложных фосфорных соединений. Процессы проницаемости, обмена и транспорта ионов, играющие такую важную роль в функционировании нервной клетки и волокна, связаны с участием фосфолипидов.

Митохондрии — центры химической жизни клетки — особенно богаты фосфорными соединениями — фосфолипидами, АТФ и другими ферментами фосфорного обмена.

Старинный биохимический афоризм «без фосфора нет мысли» В. А. Энгельгардт расширил вторым абсолютно обоснованным афоризмом — «без фосфора нет движения», ибо химия мышечного сокращения это тоже целиком химия фосфорных соединений.

Это необычайно широкое использование фосфора и фосфорных соединений в самых различных пунктах промежуточного обмена веществ ставит вопрос о том, извечным ли является именно такой стиль обмена веществ, протекающий под флагом непрерывного использования фосфорных группировок; или этот стиль, столь характерный для метаболизма высших животных и специально мозга высших животных, является достижением развития животного мира, результатом эволюции обмена наряду с развитием и усложнением структуры и функции живой материи.

Ответ на этот вопрос может быть дан только в результате детального изучения протекания разных сторон обмена веществ в разных тканях на разных этапах филогенеза и онтогенеза.

Подобного рода исследования намечены и проводятся в нашей лаборатории. Они затрагивают пока только отдельные стороны обмена веществ

центральной нервной системы. Некоторыми из результатов этих исследований я хочу поделиться.

Среди сложных органических соединений фосфора большое значение для функции мозга придается сейчас фосфолипидам, фосфопротеинам и нуклеиновым кислотам. Содержание этих соединений и их распределение по разным частям центральной нервной системы весьма постоянно у высших животных, млекопитающих.

Было у нас предположение, что широкое использование этих соединений в строении и функции мозга характерно для высших животных, что, возможно, на низших ступенях развития позвоночных мы не найдем таких концентраций этих соединений в мозге, как у теплокровных, что, может быть, распределение этих фосфорных соединений будет носить характерные для разных классов черты отличия.

Факты не подтвердили таких предположений.

С. В. Гастева (1956) исследовала у представителей всех классов позвоночных содержание фосфолипидов, нуклеиновых кислот и фосфопротеинов в разных отделах мозга и скорость включения в них радиоактивного фосфора.

В отношении содержания этих соединений в разных отделах мозга и топического распределения их в центральной нервной системе получилась поразительно однообразная картина у всех позвоночных животных. И у рыб, и у амфибий, у рептилий, птиц, млекопитающих гомологичные отделы мозга имеют приблизительно совпадающие количества этих соединений и одинаковое распределение их по отделам.

Везде фосфолипидов больше в каудальных отделах, богатых белым веществом, меньше в краниальных отделах, в переднем мозге, особенно в сером веществе. Сходная картина распределения РНК и ДНК. Везде мозжечок очень богат ДНК, и т. д.

Таким образом, можно было сделать вывод, что схема химического строения мозга, по крайней мере в отношении исследованных нами соединений, сформировалась уже очень рано, на уровне низших позвоночных, рыб, и мало изменилась в ходе дальнейшего развития позвоночных.

Относительная скорость обмена этих соединений — фосфолипидов, фосфопротеинов, нуклеиновых кислот, определяемая активностью ферментных систем, ведающих распадом и синтезом их, сохраняется неизменной во всем ряду позвоночных. У представителей всех групп быстрее всего обмениваются фосфопротеины, медленнее и приблизительно с одинаковой скоростью РНК и суммарные фосфолипиды, еще значительно медленнее ДНК, находящаяся в ядрах.

Если содержание и распределение этих соединений дали очень однородную картину у разных групп, то по скорости обмена, скорости включения радиоактивного Р картина получалась, конечно, очень неоднородная.

Если сравнивать между собой отдельные группы позвоночных, то по скорости обмена этих соединений их можно, разумеется, разделить на две большие группы — холоднокровных, у которых обмен ниже, и теплокровных, у которых он значительно выше. В пределах же отдельных групп, классов выступают отличия, связанные с особенностями данного вида, высотой его развития, его экологией. Интенсивность обмена веществ всего организма отражается и на обмене мозга. Поэтому выше всего обмен этих фосфорных соединений в мозге птиц. Среди теплокровных он выше у мелких форм, ниже у крупных. Другими словами, скорость метаболизма сложных фосфорных органических соединений мозга отражает скорость обмена мозга и всего организма данного вида. Это хорошо известный

факт. Новым в этой широкой картине, набросанной исследованием С. В. Гастевой (1956), является однообразие статической картины химической структуры мозга при очень большом многообразии картины обменной.

Другой интересный шаг вперед, касающийся изучения эволюции фосфорного обмена мозга, был сделан Н. А. Вержбинской (1957).

Хорошо известен факт, что функциональный аппарат клетки не в состоянии использовать энергию, освобождающуюся при многообразных, не сходных между собой первичных реакциях метаболизма, составляющих пути гликолитического и дыхательного обменов веществ. Функциональный аппарат клетки установлен на то, чтобы получать требующуюся для его сохранения и для деятельности энергию всегда из одного и того же источника энергии, непосредственно с этим аппаратом реагирующего. В качестве такого важнейшего непосредственного энергетического источника и выступают в экономике клетки макроэргические фосфатные связи и как первейший (но не единственный) носитель их — АТФ кислота.

Специальный химический аппарат, использующий энергию реакции окисления, для создания макроэргических фосфатов в мозге заложен в митохондриях нервных клеток. И в других тканях окислительное фосфорилирование тоже является отличительным свойством митохондриальных фракций.

В опытах *in vitro* с мозговой тканью и специально с препаратами мозговых митохондрий в соответствующих средах рядом исследователей было изучено потребление O_2 и скорость эстерификации неорганического фосфата, т. е. построение макроэргических фосфорных соединений. По данным этих исследователей (Case a. Mc Hwain, 1951; Brody a. Bain, 1952, и др.), в этих условиях около 3 молекул фосфата приходится на 1 атом поглощенного кислорода. Говорят о коэффициенте окислительного фосфорилирования Р/О в мозге, который для препаратов митохондрий из нервных клеток равен около 3.

Детали образования богатых энергией фосфатов во время окисления углеводов изучены еще не достаточно. Тем не менее представляет большой интерес попытка Н. А. Вержбинской измерить величину этого коэффициента в мозге *in vivo* и постараться изучить сравнительную величину этого коэффициента у всех классов позвоночных животных.

Изучая включение радиоактивного фосфора в АТФ и креатинфосфат (КФ) мозга во времени, Н. А. Вержбинская получила величины, характеризующие скорость обновления макроэргического лабильного Р мозга. Скорость обновления Р оказалась весьма низкой для рыб и амфибий, более высокой у первых наземных позвоночных — рептилий, и значительно более высокой у теплокровных — птиц и млекопитающих.

На основании величин скорости включения Р в макроэргические фосфаты была рассчитана скорость процесса фосфорилирования в целом мозге живых животных. Мерой скорости этого процесса может служить количество вещества (богатой энергией фосфорной группы АТФ) в микромолях, которое образуется, т. е. синтезируется и распадается, за 1 час на 1 г живого веса мозга.

По данным Н. А. Вержбинской, в мозге костистых рыб скорость фосфорилирования очень низка. При 20° за 1 час на 1 г мозга синтезируется и распадается около 2—3 микромолей \sim Р АТФ. У амфибий эта величина вдвое больше — 4.6 микромолей. У наземных форм процесс фосфорилирования ускоряется. У рептилий он достигает 14 микромолей \sim Р АТФ за 1 час. у теплокровных животных скорость фосфорилирования возрастает еще

более и составляет 40—68 микромолей \sim Р АТФ на 1 г мозга в час. в состоянии покоя организма.

Процесс окислительного фосфорилирования развивается, таким образом, параллельно с развитием окислительного типа обмена мозга, характеризующего эволюцию энергетического метаболизма нервной системы.

Конечно, полученные в этих опытах абсолютные величины скорости обращения макроэргического фосфата АТФ еще очень приблизительны, они не могут претендовать на сколько-нибудь значительную точность. Мы еще не знаем истинной скорости окислительного фосфорилирования в мозге *in vivo*. Сделанный расчет потребовал целый ряд допущений. Но опыты поставлены и расчет сделан по одному методу для всех классов позвоночных. Он, надо думать, отображает общий ход развития этой стороны обмена мозга.

Н. А. Вержбинская сделала и следующий шаг — подсчитала сравнительную величину коэффициента Р/О для всех классов позвоночных. На основании своих прежних работ она располагала сравнительными данными по величине дыхания мозга у представителей разных классов позвоночных, которые использовала для приблизительного расчета средних величин коэффициента фосфорилирования Р/О в мозге для условий *in vivo*.

Полученные величины коэффициента фосфорилирования также нуждаются в уточнении и проверке. Но эти данные представляют значительный интерес с точки зрения биохимической эволюции вообще и мозга в частности.

Величина коэффициента Р/О оказалась очень низкой у рыб (0.005), раз в 40 больше у амфибий (0.2), еще в 2—3 раза больше у наземных животных — рептилий, птиц, млекопитающих — 0.4—0.7.

Если даже абсолютные значения коэффициента далеки от точности, преуменьшены и требуют коррекции, то они все же указывают на то, что в мозге рыб сопряженность дыхания с фосфорилированием чрезвычайно низка. Можно думать, что наблюдающееся фосфорилирование в мозге рыб является по преимуществу гликолитическим. Мы знаем, что анаэробные процессы в мозге рыб выражены очень отчетливо. Можно думать, что энергия окисления фосфопиридиннуклеотидов и компонентов цитохромной системы, еще плохо развитой у рыб, направляется не на эстерификацию фосфатов, а на совершение другой химической работы.

У амфибий дыхание уже больше сопряжено с фосфорилированием. Это сопряжение становится особенно выраженным у наземных классов и развивается параллельно с развитием окислительного типа обмена.

Было показано (Lehninger, 1955) на гомогенатах тканей и суспензиях митохондрий теплокровных возможность окисления отдельных субстратов в сопряжении с фосфорилированием и в разобщении от него, т. е. наличие двух путей окисления. Можно думать о двух системах биологического окисления — одной эволюционно древней, не сопряженной с фосфорилированием, и другой, филогенетически более молодой, сопряженной с фосфорилированием. Эти две системы, может быть, даже пространственно разобщены в клетке.

У низших позвоночных, ведущих водный образ жизни и еще широко использующих в энергетическом хозяйстве мозга (и, вероятно, других тканей) анаэробный тип обмена, доминирует эта древняя система окисления, не связанная с фосфорилированием.

С этой точки зрения окислительное фосфорилирование рисуется как прогрессивный биохимический процесс, развившийся особенно в эволюции

наземных позвоночных, достигший у них в специализированном внутриклеточном цитоплазмическом структурном образовании — митохондриях высокого развития и ставший преобладающим по значению путем использования энергии биологического окисления.

Второй факт, который обращает на себя внимание, — это то, что величина коэффициента P/O для мозга *in vivo* у теплокровных не достигает в опытах Н. А. Вержбинской даже 1.0. Вспомним, что в опытах *in vitro* на препаратах митохондрий коэффициент $P/O=3$. Даже если полученные нами данные преуменьшены и более точные определения дадут более высокую величину для коэффициента P/O *in vivo*, то все же эти данные заставляют думать, что в нормальном обмене мозга степень сопряженности дыхания с фосфорилированием меньше, чем в опытах, поставленных в искусственных средах. Все эти факты представляются несколько неожиданными, в особенности если иметь склонность переносить на весь животный мир результаты, полученные на каком-нибудь виде теплокровных, и данные, полученные *in vitro*, в условиях искусственно оптимальных для протекания какой-нибудь реакции, переносить на условия, существующие в организме.

В связи с очень низкими величинами коэффициента P/O , полученными для мозга рыб, амфибий возникает вопрос: может ли быть, чтобы у низших позвоночных была бы так слабо выражена связь между дыханием и фосфорилированием? Не значит ли это, что у них дыхание совершается впустую, работает на холостом ходу?

Нам представляется, что такой вывод был бы неправильным. Представление, что единственным полезным выходом экзотермических реакций окисления является построение макроэргических фосфатных связей в виде АТФ, такое представление было бы узким, упрощенным. Во-первых, известно, что создаются и другие богатые энергией вещества, помимо АТФ и КФ, как гуанозинфосфат, или дериваты коэнзимов и, вероятно, еще иные, нам пока неизвестные соединения, которые берут на себя свою долю энергии, освобождаемой по ходу окислительно-восстановительных реакций. Далее, энергия окисления может быть сопряжена и с другими видами химической работы. Мы не знаем, например, за счет чего поддерживается существующая в мозге картина распределения ионов K и Na между клетками и межклеточной средой. Это поддержание требует затраты энергии. Скорее всего можно представить, что необходимая для этого осмотическая работа также сопряжена с окислением цитохромов и фосфолипиднуклеотидов. Если это окисление не ведет к эстерификации фосфатов, то оно должно уменьшать величину коэффициента P/O .

Это все предположения, но они исходят из реальных фактов.

Теперь несколько слов о величине коэффициента P/O меньше 1, полученной для окислительного фосфорилирования в мозге теплокровных *in vivo*. Может быть, полученные цифры преуменьшены, но едва ли правильно ожидать такой же величины, как в опытах *in vitro*. В опытах *in vitro* на препаратах митохондрий создают все условия для оптимального фосфорилирования — и избыточную концентрацию кислорода и глюкозы, фосфатов и АДФ, цитохрома C и козимазы. Тогда действительно на 1 атом O эстерифицируются 3 молекулы фосфата. Но в нормальных условиях в мозге есть ли везде и избыток O_2 , глюкозы и т. п. В действительности мозговое потребление O_2 и глюкозы лимитировано и стоит в каком-то соотношении с системами, потребляющими макроэргию, в результате чего снова образуются неорганический фосфат и акцепторы фосфата (например, АДФ и АТФ). Вся эта цепь реакции, регулируемая ферментами дыхания

и гликолиза, обеспечивает достаточную, но вовсе не избыточную продукцию богатых энергией фосфатов, как в специальных опытах *in vitro*.

Короче говоря, известная разобщенность дыхания и фосфорилирования, изменяющаяся в разные фазы деятельности мозга, уже не должна казаться нам чем-то парадоксальным, а, наоборот, восприниматься как вполне закономерная. На Международном конгрессе физиологов в Брюсселе известный американский биохимик Эбуд (Abood, 1956), специалист в области метаболизма нервной системы, выступил с исследованиями, которые доказывали, что при возбуждении и в препаратах митохондрий из нервной ткани, и в веществе мозга, и в нерве, и в мышце потребление O_2 оказывается совершенно разобщенным от фосфорилирования. Эбуд считает, что энергия макроэргических связей используется во время возбуждения только на поддержание состояния структурных белков и липидов, непосредственно вовлеченных в процесс возбуждения.

В свете всех этих фактов данные Н. А. Вержбинской хорошо укладываются в общую схему наших представлений и приводят к мысли, что сопряжение дыхания с фосфорилированием является процессом, развившимся в эволюции позвоночных, и, как и все процессы в организме, не является чем-то неизменным, а зависит от функционального состояния тканей и регулируется организмом.

ЛИТЕРАТУРА

- В е р ж б и н с к а я Н. А. Материалы по эволюции энергетического обмена мозга позвоночных. Автореф. дисс. Л., 1957.
 Г а с т е в а С. В., Докл. Акад. наук СССР, т. 106, № 5, 1956.
 Э н г е л ь г а р д т В. А., Изв. АН СССР, № 2, 1945.
 A b o o d L. G., XX Intern. Physiol. Congr., Abstr. of. commun., Bruxelles, 1956.
 B r o d y T. M. and J. A. B a i n, Journ. Biol. Chem., v. 195, № 2, 1952.
 C a s e E. M. and H. M c I l w a i n, Biochem. Journ., v. 48, № 1, 1951.
 L e h n i n g e r L., Harvey Lectures, ser. 149, 1955.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ НИКОТИНОВОЙ КИСЛОТЫ
В МАЛЫХ КОЛИЧЕСТВАХ КРОВИ
С ПОМОЩЬЮ КВАРЦЕВОГО СПЕКТРОФОТОМЕТРА СФ-4**

А. М. ПЕТРУНЬКИНА

(Группа по изучению вопросов биохимии питания. Руководитель — А. М. Петрунькина)

Обычно определение никотиновой кислоты у биологических объектов производится или бактериологически, или же колориметрически с помощью реакции Кенига (Koenig, 1904), проходящей в два этапа. Сначала на раствор никотиновой кислоты действуют цианогенбромидом $CNBr$, а затем на полученное соединение в свою очередь каким-либо ароматическим амином, чаще всего анилином, метолом, бензидином или др. В результате этого возникает окрашенное соединение, обычно желтого цвета. Густота окраски пропорциональна концентрации никотиновой кислоты и может быть измерена. Методики эти имеют ряд недостатков, из которых главные — непостоянство интенсивности возникающей окраски от опыта к опыту, довольно быстрое ее выцветание и не очень большая чувствительность реакции.

При работе с кровью последнее обстоятельство является серьезным неудобством, так как содержание никотиновой кислоты в ней невелико — 0.3—1.0 мг%. Поэтому, для того чтобы получить измеримое окрашивание, приходится брать большое количество крови, что не всегда возможно, особенно при работе с мелкими животными или при повторных исследованиях.

Поэтому было необходимо разработать методику, которая давала бы возможность пользоваться небольшими количествами крови (какие, например, нетрудно взять из пальца).

Никотиновая кислота обладает выраженным спектром поглощения в ультрафиолетовой области, около 260 $m\mu$ (Hughes, Jellinek a. Ambrose, 1949) и при 261.5 $m\mu$ (часто ошибочно указывают максимум поглощения при 385 $m\mu$ — Преображенский и Генкин, 1953). Однако поглощение это не может быть использовано для определения ее в крови как в силу малой его величины, так и в силу того, что оно приходится на область, где сильно поглощают многие биологические соединения, содержание которых в крови значительно выше содержания никотиновой кислоты.

Однако рассмотрение реакции Кенига приводит к заключению, что уже первый ее этап, до воздействия ароматического амина, должен обладать довольно интенсивным поглощением, если не в видимой (соединение это бесцветно), то в ультрафиолетовой части спектра, так как в нем имеются сопряженные двойная и тройная связи (рис. 1).

Экспериментальная проверка этого предположения показала, что оно справедливо (рис. 2), а изучение литературы вопроса обнаружило, что

к аналогичному выводу ранее пришли и некоторые французские исследователи.

Ваше и Тунишон (Vacher et Tounichon, 1949) изучали спектры поглощения производных пиридина при воздействии на последние цианогенбромидом и нашли, что как пиридин, так и никотиновая кислота, ее амид, корамин и никотин обладают сильным поглощением с несколько различными для отдельных членов этой группы максимумами.

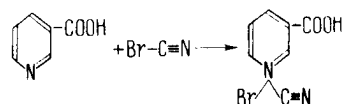


Рис. 1. Реакция между никотиновой кислотой и цианогенбромидом.

Для никотиновой кислоты максимум этот приходится на 3524 Å, для никотинамида — на 3925 Å. При длине кюветы в 10 см и концентрации никотиновой кислоты в 1 γ на 1 мл величина поглощения равна 1.610, т. е. очень велика. Авторы эти указывают, что реакция имеет место только у производных пиридина, где оба С около азота свободны. Она отрицательна для пиридоксина, а также и для индола, пиррола, пиперазина, незамещенного акридина, хирина и хинолина, витаминов В₁ и В₂. Отсутствие реакции с пиридоксином, тиамин

и рибофлавином подтверждается и нами.

Значительно позже Ле Клерк и Дузу (Le Clerc et Douzon, 1953) повторили эти исследования и подтвердили их, но максимум поглощения для производного никотиновой кислоты, по их данным, лежит не при 3524 Å, а при 3515 Å. При очень строгом соблюдении одних и тех же условий величина поглощения довольно постоянна. Однако как эти авторы, так и Ваше и Тунишон могли использовать этот способ только для определения никотиновой кислоты в чистых растворах; они не дают указаний на определение ее в биологических объектах.

Важнейшими условиями при определении никотиновой кислоты являются крепость и свежесть раствора цианогенбромида и pH среды, при которой идет реакция между никотиновой кислотой и цианогенбромидом. Так как готового кристаллического CNBr в продаже не имеется, а растворы его при хранении сла-

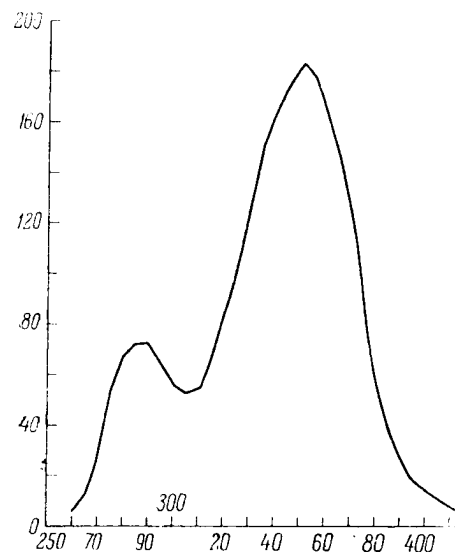


Рис. 2. Поглощение продукта реакции между никотиновой кислотой и цианогенбромидом.

По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — величина поглощения в тысячных D (оптической плотности).

беют в силу полимеризации, то приготовление его является очень ответственной частью методики.

Очень серьезным моментом при работе с кровью является и удаление белка, так как никотиновая кислота может быть адсорбирована на осадок.

Тщательная проверка всех этих условий показала, что вполне возможно с хорошей точностью определение никотиновой кислоты в 0.25—0.30 мл крови и даже меньших, но для этого нужен кварцевый спектро-

фотометр с кварцевыми кюветами. Цианогенбромид для реакции может быть получен из роданистого калия и раствора брома, как это давно предлагали В. А. Девятини и В. М. Иосикова (1946), а также И. Я. Пономарев (1945). Однако удаление с помощью мела серной кислоты, образующейся при окислении CNS бромом, как это предлагает С. И. Каменецкий (1948), невыгодно, и лучше заменить его просто точной нейтрализацией крепким раствором едкого натра по фенолфталеину, так как определению мешает не серная кислота, как таковая, а вызываемая ею резко кислая реакция. Так как желателен возможно более концентрированный раствор цианогенбромида, то лучше готовить его не на бромной воде, а на растворе брома в бромистом калии по Холмену (Holman, 1954).¹

Проверка выхода добавленной до осаждения белков крови никотиновой кислоты при осаждении различными способами показала, что наиболее выгодным из них в данном случае является видоизменение способа Фудзита—Иватаке (Fujita и. Iwatake, 1931), предложенного ими для определения сахара в крови.

Для определения никотиновой кислоты в крови необходимы следующие условия.

П р и б о р ы: 1) кварцевый спектрофотометр СФ-4 (или аналогичный) с кварцевыми кюветами $d=1$ см; 2) электрическая центрифуга с числом оборотов 3000 или больше; 3) электрическая плитка; 4) водяные бани — небольшие (консервные банки на 200 г); 5) рефрижератор или ледник.

П о с у д а: 1) центрифужные пробирки прямые, из прочного механически и термически стекла, с делениями в 0.1 мл на 10 мл; 2) центрифужные пробирки из такого же стекла с меткой при 3 мл; 3) обычные пробирки из такого же стекла с меткой при 3 мл; 4) тонкие стеклянные палочки; 5) бюретки на 50 и на 10 мл со стеклянным краном; 6) то же с бусиной-затвором; 7) микробюретки со стеклянным краном; 8) то же с бусиной-затвором; 9) пипетки с делением в 0.1 мл и микропипетки с делением в 0.01 мл.

Р е а к т и в ы: 1) едкий натр 10 н. и 1.1 н.; 2) HCl 5 н. и 1 н.; 3) KH_2PO_4 кристаллический, мелко стертый; 4) осадитель белка — 13 г сернокислого кадмия (CdSO_4), 63 мл концентрированной HCl и воды до 1 л — реактив годится неопределенно долго; 5) 0.5%-й раствор фенолфталеина на 50%-м растворе спирта; 6) 0.1%-й раствор бромфенолового синей на спирту; 7) стандартный раствор никотиновой кислоты — основной раствор, содержащий 1 мг никотиновой кислоты в 1 мл дважды перегнанного спирта, годится длительное время; из этого раствора в день определения 1 мл разводят в мерной колбочке на 100 дистиллированной водой до черты; 1 мл последнего раствора — 10 γ — этот раствор нестойк; 8) лед; 9) раствор цианогенбромида (в мерную колбочку на 100 мл всыпают 10.7 г кристаллического KBr, добавляют немного воды) разбалтывают и вливают 4 мл Br, разбалтывают, доливают водой до метки, переносят в склянку из темного стекла с притертой пробкой и хранят в рефрижераторе; раствор годится длительное время; отмеряют цилиндром этот раствор в небольшую эрленмейеровскую колбочку с притертой пробкой из расчета 2 мл на каждое определение и еще по 2 мл на холостое определение и для определения выхода никотиновой кислоты, к этому раствору очень осторожно, по каплям и долям капли прибавляют раствор чистейшего KCNS (75 г в 100 мл воды) до тех пор, пока раствор брома не станет чуть желтым. Тогда заканчивают обесцвечивание с помощью 0.1 н. раствора KCNS; прибавляют каплю раствора фенолфталеина и также осторожно нейтрализуют сначала 10 н. едким натром, потом 1 н., стараясь не перетитровать; оканчивают нейтрализацию при слабо розовом окрашивании (иногда приходится добавлять еще каплю фенолфталеина); раствор нужно готовить незадолго до употребления.

С п о с о б о п р е д е л е н и я. Разлить по 1 мл 1.1 н. едкого натра в центрифужные пробирки с меткой при 3 мл. На каждое определение (с параллельным) нужно 2 пробирки, кроме того необходимы 2 пробирки

¹ Холмен предлагает готовить раствор на бромистом натрии, но удобнее пользоваться безводным бромистым калием.

для холостого определения и 2 для определения выхода никотиновой кислоты. В последнюю пару добавляют по 0.3 мл стандартного раствора никотиновой кислоты (3 γ).

Взять пипеткой из пальца после довольно глубокого укола 0.3 мл крови, выпустить в пробирку со щелочью и прополоснуть пипетку смесью в пробирке. Так же отмерить кровь и в пробирки, содержащие никотиновую кислоту. После этого прибавить по 1.5 мл раствора кадмия (из бюретки со стеклянным краном) ко всем пробиркам, с кровью и без нее. Тщательно перемешать стеклянной палочкой. Смесью, где есть кровь, при этом буреет и густеет. Тогда поставить все пробирки на несколько минут в кипящую водяную баню, часто помешивая стеклянной палочкой. Образуются грубые хлопья белка, быстро оседающие, а раствор над ними прозрачен и бесцветен как вода (если раствор желт и мутен — недостаточно кадмия или щелочи). Вынуть пробирки из бани и дать остыть или охладить под краном. Затем вынуть на время палочку, точно довести до метки (дистиллированной водой), тщательно перемешать, стараясь смыть осадок со стенок, и центрифугировать 5—10 мин. Остановить центрифугу, осторожно соскрести осадок со стенки и смыть его верхним прозрачным слоем и снова центрифугировать 2—3 мин.

После этого осторожно слить верхний прозрачный слой в чистую сухую центрифужную пробирку с делениями в 0.1 мл и точно записать слитое количество жидкости. Прилить 10 н. едкий натр из расчета 0.1 мл на каждый миллилитр слитого раствора, размешать чистой тонкой палочкой и поставить в кипящую водяную баню на 45 мин. (гидролиз производных никотиновой кислоты). Затем дать остыть, точно нейтрализовать по бромфеноловой синей (внешний индикатор!) сначала 5 н. HCl, а потом 1 н. HCl, добавить ложечкой около 0.5 г кристаллического K_2HPO_4 , размешать и поставить на 5—10 мин. в кипящую водяную баню. Затем вынуть, дать остыть (или охладить) и долить дистиллированной водой с таким расчетом, чтобы 1.25 мл раствора соответствовали 0.1 мл крови. Тщательно перемешать и отцентрифугировать. Прозрачный как вода раствор слить в чистую и сухую пробирку.

Отмерить по 1.25 мл раствора (=0.1 мл крови) в две пробирки с меткой при 3 мл. То же сделать и со всеми остальными пробами. После этого по одной пробирке из каждой пары поставить в одну кипящую водяную баню, и по одной — во вторую. Через 5—10 мин. прогрева снять одну из бань с плитки и отмерить в каждую из пробирок точно по 1 мл раствора цианогенбромида, отметив время по часам (удобнее разливать из бюретки со стеклянным краном). Тщательно перемешать встряхиванием и снова поставить в горячую баню. Ровно через 5 мин. вынуть пробирки из горячей бани и переставить в воду со льдом — для прекращения реакции. Во льду в темном месте анализ без изменения может стоять свыше часа. В это время снять с плитки и вторую баню и прилить в каждую пробирку по 1 мл дистиллированной воды, перемешать, продержат в горячей бане 5 мин. и переставить в лед. Затем, поставив обе серии пробирок в штатив, каждую пару — с цианогенбромидом и с водой вместе, — довести точно до метки и размешать.

Включить спектрофотометр и водородную лампу. Установить длину волны 351,5 и приступить к измерениям.

В штатив спектрофотометра на первое место поставить кювету с дистиллированной водой. На второе место поставить кювету с холостым опытом, к которому была добавлена вода, на третье — кювету с холостым опытом, к которому был добавлен цианогенбромид (поправка на поглоще-

ние цианогенбромиды).¹ Установив на нуле при первом положении, определить поглощение во втором и третьем положениях, записать, повторить определение и снова записать.

Затем, оставив на месте кювету с водой, поставить на второе место кювету с анализом, к которому была добавлена вода, а на третье — с анализом, куда добавлен цианогенбромид, и дважды замерить поглощение, принимая за нуль поглощение воды, и записать.

После этого, оставив на месте кювету с водой, поставить на второе место пробу с анализом + стандартный раствор с добавлением воды, а на третье такую же пробу с добавлением цианогенбромида и произвести измерение, записать, снова измерить и записать.

Все растворы должны быть совершенно прозрачны и бесцветны. При наличии муты — отцентрифугировать до измерения.

Приводим пример подобной записи. Длина волны — 351.5, d кюветы — 1 см. Все измерения произведены по сравнению с водой. Запись в тысячных долях D (оптической плотности), т. е. 94 обозначает 0.094 D , 9 обозначает 0.009 D и т. д. Испытуемая М. М., 19 лет, здорова.

	Холостой опыт	Анализ	13 III 1956 Анализ + 1 γ никотиновой кислоты
Проба с водой	9—9	26—27	21—20
	15—15	42—44	23—22
Проба с CNBr	14—14	63—65	115—115
	20—19	85—86	112—112
Разность	5—5	37—38	94—95
	5—4	43—42	89—90
Среднее	5	40	92
		— 5	— 5
За вычетом поправки на CNBr . .		35	87
Поглощение 1 γ никотиновой кислоты			35
			52

Отсюда содержание никотиновой кислоты в пробе $= \frac{35}{52} = 0.67 \gamma$ в 0.1 мл или, что то же, — 0.67 мг %.

При самом тщательном соблюдении условий поглощение на одно и то же количество никотиновой кислоты от опыта к опыту колеблется, почему и необходимо ставить пробу на выход никотиновой кислоты. На 1 γ никотиновой кислоты поглощение колебалось в разные дни довольно значительно, от 0.042 до 0.058. Однако в одном и том же ряду опыта поглощение 2 γ было вдвое интенсивнее, чем при 1 γ . Эта строгая пропорциональность делает определение возможным, и для подсчета выхода никотиновой кислоты достаточно добавлять одно определенное ее количество (например, 1 γ на 1 мл), а не две пробы, как рекомендуют некоторые авторы (Kodicek, 1940), при колориметрическом определении. Приводим пример.

¹ Цианистый калий или натрий, имеющиеся в продаже, часто бывают не очень чисты, а очистка их — неприятная и нелегкая операция, поэтому приготовленный из них цианогенбромид сам довольно сильно поглощает при 351.5 $m\mu$, и приходится вносить на это довольно значительную поправку. В то же время при использовании чистыми кристаллическими KCN и KBr получающийся из них цианогенбромид дает в области 351.5 $m\mu$ очень небольшое поглощение; поправки в этом случае или нет, или она очень невелика.

Поглощение крови (после вычета поправок, среднее) 6 VI 1956

Кровь	Кровь + 1γ никотиновой кислоты	Кровь + 2γ никотиновой кислоты
48	$\frac{106}{48}$	$\frac{160}{48}$
	58	$112 : 2 = 56$

Среднее поглощение на 1 γ = 57.

Отсюда, содержание никотиновой кислоты в данной крови = $\frac{48}{57} = 0.84$ мг%.

То же

Кровь	Кровь + 1γ никотиновой кислоты	Кровь + 2γ никотиновой кислоты
39	$\frac{89}{39}$	$\frac{136}{39}$
	50	$97 : 2 = 49$

Среднее поглощение на 1 γ = 49.5.

Отсюда, содержание никотиновой кислоты в данной крови = $\frac{39}{49.5} = 0.79$ мг%.

При соблюдении указанных условий была определена в 37 случаях никотиновая кислота в крови здоровых людей. Полученные цифры колебались от 0.38 до 1.99¹ мг% со средним в 0.73 мг%.

$$\begin{matrix} n & m & \sigma & m \\ 37 & 0.73 & \pm 0.30 & \pm 0.05 \end{matrix}$$

Величины эти близки к полученным другими авторами (см. таблицу).

Содержание никотиновой кислоты в крови, определенное различными способами

Объект исследования	Никотиновая кислота в мг%	Источник
Человек:		
Без указания пола, возраста {	0.33—0.46 0.30—0.50	Ritserl, 1939. Patton, Sutton a Youmaus, 1940.
мужчины	0.54—0.83	Melnick, Robinson a. Field, 1941.
женщины	0.52—0.74	Melnick, Robinson a. Field, 1941.
взрослые {	0.34—0.45 0.37	Stolz, 1941. Bandier, 1941.
старше 50 л. {	0.45 0.31—0.40 0.61 ± 0.08 0.30—0.83	Bandier, 1941. Allinson, 1943. Jouni, 1950. Bell, Davidson a. Scarbo- rough, 1952.
Собака {	0.36—0.60 0.37—0.66	Pearson, 1939. Allinson, 1943.
Рогатый скот {	1.10 0.75	Snell a. Wright, 1941. Tuomainen, 1951.
Лошадь	0.85	Leemann, 1954.

¹ По одному случаю.

Таким образом, определение никотиновой кислоты в 0.3—0.25 мл крови вполне возможно и дает цифры, близкие к получаемым другими способами. Преимуществом предлагаемой методики является ее высокая чувствительность и значительно бóльшая стойкость образующегося соединения. Дефект ее в том, что приходится работать с внутренним стандартом, как впрочем и при колориметрических методиках определения никотиновой кислоты, а также в большом количестве производимых операций, так что определение занимает порядочно времени.

Выводы

1. Предлагается способ определения никотиновой кислоты в 0.3—0.25 мл крови.

2. Этим способом найдено содержание никотиновой кислоты у здоровых людей, равное 0.73 ± 0.05 мг%, что лежит в пределах величин, полученных другими авторами при других методиках определения, с бóльшими количествами крови.

ЛИТЕРАТУРА

- Девятинн В. А. и В. М. Писикова (1946). Цит. по: В. А. Девятинн. Витамин. Пищепромиздат, М., 1948.
 Каменецкий С. И., Украинск. биохим. журн., т. XX, № 3, 1948.
 Пономарев И. Я. (1945). Цит. по: В. А. Девятинн. Витамин. Пищепромиздат, М., 1948.
 Преображенский Н. А. и З. И. Генкин. Химия органических лекарственных веществ. Госхимиздат, М.—Л., 1953.
 Allinson M. J. C., Journ. Biol. Chem., v. 147, № 3, 1943.
 Bandler E., Acta med. Scand., v. 107, № 1, 1941.
 Bell G. H. J., N. Davidson and H. Scarborough. Textbook of physiology and biochemistry. Edinburgh, 1952.
 Holman W. I. M., Biochem. Journ., v. 56, № 3, 1954.
 Hughes E. B., H. H. G. Jellinek and B. A. Ambrose. Chem. Abstr., v. 43, № 14 (5306d), 1949.
 Fujita A. und D. Iwatake, Biochem. Ztschr., Bd. 242, H. 1—3, 1931.
 Jouni J., Acta med. Scand., v. CXXXIX (139), Suppl. CCXLIX (249), 1950.
 Kodicek E., Biochem. Journ., v. 34, № 5, 1940.
 Koenig W., Journ. f. prakt. Chemie, Bd. 69, 1904.
 Leemann W., Рефер. журн. «Химия», № 2, реф. 13008, 1954.
 Le Clerc A. M. et P. Douzou, Compt. rend. hebdom. de l'Acad. des Sci., t. 236, № 20, 1953.
 Melnick D., W. D. Robinson and H. Field, Journ. Biol. Chem., v. 138, № 1, 1941.
 Patton E. W., W. R. Sutton and J. Youmans, Journ. clin. Investig., v. XIX, 1940.
 Pearson P. B., Journ. Biol. Chem., v. 129, № 2, 1939.
 Ritsert K., Klin. Wschr., XVIII Jahrg., № 27, 1939.
 Snell E. E. and L. D. Wright, Journ. Biol. Chem., v. 139, № 2, 1941.
 Stotz E., Journ. lab. a. clin. investig., v. 26, № 1, 1941.
 Tuomainen L., Chem. Abstr., v. 45, № 16 (72116), 1951.
 Vacher M. et O. Tounichon. Bull. de la soc. de chimie biol., t. XXXI, № 9—10, 1949.

В О П Р О С Ы
МОРФОЛОГИИ ПЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

ОБ ОСОБОМ ВИДЕ ВОЛОКОН, ВСТУПАЮЩИХ В КОРУ МОЗЖЕЧКА

А. С. ИОНТОВ

(Лаборатория морфологии. Заведующий — Н. Г. Колосов)

Современная нейроморфология располагает весьма скудными сведениями о субстрате связей коры мозжечка с другими отделами центральной нервной системы. Нейрофизиология и неврологическая клиника, напротив, имеют в своем распоряжении значительные материалы, утверждающие обилие этих связей.

Считается твердо установленным, что в кору мозжечка из белого вещества вступают два вида волокон: 1) лианообразные, лазающие или ползучие и 2) моховидные волокна. Из коры мозжечка в состав белого вещества выходит один вид волокон, образованный аксонами клеток Пуркинье. В настоящем сообщении речь будет идти о волокнах, вступающих в кору мозжечка из подлежащего белого вещества.

Распределение и лианообразных, и моховидных волокон на всем их протяжении в коре мозжечка в настоящее время детально изучено. Лианообразные волокна проходят через зернистый слой и, освободившись от миелиновой оболочки, распадаются в молекулярном слое на тончайшие ветви. Последние поднимаются вверх, распределяясь по дендритам клеток Пуркинье, и вступают с ними в синаптические связи (Ионтов, 1955). Моховидные волокна проникают в зернистый слой коры мозжечка в виде толстых миелиновых волокон. Делясь там на ряд тонких ветвей, они заканчиваются петельками и волокнами в пределах этого слоя на местах сплетения дендритов зернистых клеток. Перед образованием терминальных структур моховидные волокна освобождаются от миелина. Для того чтобы лучше проследить ход и окончание нервных волокон, вступающих из белого вещества в кору мозжечка, следует кратко напомнить уже известные взаимоотношения клеточных элементов коры мозжечка, главным образом зернистого слоя (Sajal, 1893, 1906, 1929; Golgi, 1886; Бехтерев, 1898). Через этот пограничный с белым веществом слой выходят и вступают в кору мозжечка нервные волокна, обеспечивающие связи с различными отделами центральной нервной системы. Из всех 3 слоев коры мозжечка, представляющих собой единую функциональную систему, отношения клеток зернистого слоя и волокон, вступающих в него, отличаются особенным своеобразием. Зернистый слой коры мозжечка состоит преимущественно из мелких клеток — зерен (зернистых клеток). Короткие дендриты этих клеток, не выходя за пределы слоя, сплетаются своими конечными разветвлениями, вступая между собой в контакт. Эти сплетения дендритов зернистых клеток образуют структуру, покрытую веществом, состав и свойства которого мало изучены. Известен лишь факт особой его чувствительности к кислым краскам. Эти структуры, обозначаемые

в специальной литературе как мозжечковые клубочки (*glomeruli cerebellosi*), являются местом, на котором заканчиваются вступающие из белого вещества в зернистый слой моховидные волокна. Аксоны зернистых клеток поднимаются в молекулярный слой, где Т-образно делятся и вступают в синаптическую связь с дендритами клеток Пуркинью. Следовательно, афферентный импульс, следующий в зернистый слой по моховидным волокнам, распределяется по дендритам, контактирующим в мозжечковых клубочках, на большое число зернистых клеток. Через аксоны последних импульс передается значительному количеству клеток Пуркинью (рис. 1).

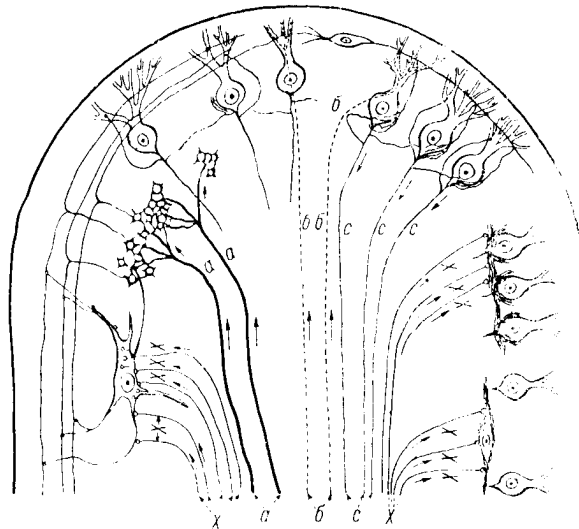


Рис. 1. Волокна коры мозжечка.

а — моховидные волокна; б — полушпиги, или ланцообразные волокна; с — аксоны клеток Пуркинью; х — особый вид волокон, связанный с клетками Гольджи и верхними отделами зернистого слоя.

Кроме зернистых клеток, составляющих основную массу одноименного слоя, в зернистом слое коры мозжечка обнаруживаются сравнительно крупные нервные клетки. Они обозначаются обычно именем впервые описавшего их автора — клетки Гольджи. Размеры, форма этих клеток и их распределение в пределах зернистого слоя — различные. Число клеток Гольджи в сравнении с клетками-зернами незначительно, размеры же их во много раз превосходят зернистые клетки. Известно несколько типов клеток Гольджи. Два из них относятся к звездчатым клеткам (I и III типа) и один к веретенообразным (II тип). Наиболее значительными из них являются крупные звездчатые клетки I типа. Они обладают телом неправильно звездчатой формы и 4—6 дендритами, ветви которых проникают в молекулярный слой, где контактируют с разветвившимися аксонами зернистых клеток. Аксоны этих клеток Гольджи коротки, за пределы зернистого слоя не выходят. Их концевые ветви вступают в состав мозжечковых клубочков.

Веретенообразные клетки Гольджи, горизонтально лежащие под слоем клеток Пуркинью, обычно относят ко II типу. Они обладают 1—2 дендритами и относительно коротким аксоном. В III тип включают звездчатые клетки Гольджи, аксоны которых достигают большой длины и простираются в молекулярный слой. Кратко проанализируем значение клеток Гольджи I типа в системе связей коры мозжечка. Вступление аксона клетки Гольджи в состав мозжечкового клубочка обеспечивает передачу импульса через систему многих контактирующих здесь дендритов большому числу зернистых клеток. Последние через свои разветвления аксонов в молекулярном слое передают эти импульсы и на ветви дендритов тех же клеток Гольджи, с которыми они вступают в связь в молекулярном слое. Следовательно, создается замкнутый круг, по которому импульс пробе-

гает от клетки Гольджи по ее аксону к дендритам и телам зернистых клеток. Аксоны зернистых клеток проводят этот импульс в молекулярный слой, где контакт разветвлений этих аксонов с дендритами клеток Гольджи обеспечивает возвращение импульса снова к исходному положению, т. е. к телу клетки Гольджи. Сказанное демонстрирует особое местное значение клеток Гольджи в системе межнейронных связей коры мозжечка, но совершенно оставляет открытым вопрос об их роли в связях с другими системами. Ведь согласно общепринятой в литературе схеме, ни один из видов вступающих в зернистый слой волокон непосредственно не связан с клетками Гольджи.

Описанные Кахалем и независимо от него А. Е. Смирновым (1898) волокна также не имеют связи с клетками Гольджи. А. С. Чернышевым и К. Г. Тэрианом (1931) показано, что эти волокна возникают из белого вещества и пронизывают зернистый и молекулярный слои. В верхних отделах молекулярного слоя они изгибаются и снова возвращаются в белое вещество. Согласно Кахалю, эти волокна не являются постоянными для коры мозжечка и отличаются большой изменчивостью у животных того же вида и возраста. А. С. Чернышев и К. Г. Тэриан изучали присутствие этих волокон у млекопитающих животных и человека. Они нашли единичные волокна в некоторых отделах мозжечка шимпанзе и человека. Авторы пришли к выводу, что в коре полушарий мозжечка этих волокон нет, а вопрос об их постоянстве в других отделах коры мозжечка следует считать открытым. По этим, очевидно, причинам в руководствах, монографиях и сводках последних лет эти волокна вовсе не упоминаются в числе вступающих в кору мозжечка (Kappers a. oth., 1936; Tilney a. Riley, 1938; Гринштейн, 1946; Peele, 1954; Стельмаськ, 1956, и др.). Единодушно устанавливается, что в качестве постоянных в кору мозжечка вступают только лианообразные и моховидные волокна. Приведем материалы наших наблюдений, которые показывают, что имеется еще один вид волокон, постоянно вступающих из белого вещества в кору мозжечка и имеющих непосредственное отношение к клеткам Гольджи. Эти волокна (как можно будет видеть) не имеют никакого отношения к моховидным и лианообразным волокнам, путь и окончание которых среди клеток коры мозжечка мы описали выше.

У взрослых кошек подсекалось белое вещество полушарий и червя мозжечка. Рассечение производилось на различной глубине между корой и ядрами мозжечка. Животные умерщвлялись в сроки от 1 до 6 суток после операции. Мозжечок обрабатывался по методу Гольджи в модификации Дейнека (Каплан, 1955).

Доказательством адекватности эксперимента служило прямое наблюдение под микроскопом за сохранностью коры мозжечка, состоянием волокон белого вещества, расположением тканевого дефекта, изменениями со стороны моховидных и лианообразных волокон. При введении инструмента для рассечения белого вещества на небольшом участке неизбежно нарушалась целостность коры мозжечка. В связи с этим при изучении принималась во внимание полная сохранность коры мозжечка на протяжении большого числа мозжечковых извилин, отдаленно лежащих от коркового дефекта. Последнее обстоятельство позволяло судить о состоянии горизонтальных внутрикорковых связей. Кроме того, оно служило критерием для установления преимущественного нарушения белого вещества.

На препаратах импрегнировались нервные клетки всех 3 слоев коры мозжечка. Хорошо выступало строение зернистого слоя. Особенно ценной оказалась возможность изучить строение клеток Гольджи и их отношение

к проходящим в зернистом слое волокнам. Так, полностью подтвердилось, что моховидные волокна своими конечными разветвлениями вступают в мозжечковые клубочки, лианообразные — проходят через зернистый слой и делятся лишь в молекулярном слое. Заслуживающим особого внимания оказался следующий, постоянно встречающийся факт. Вокруг

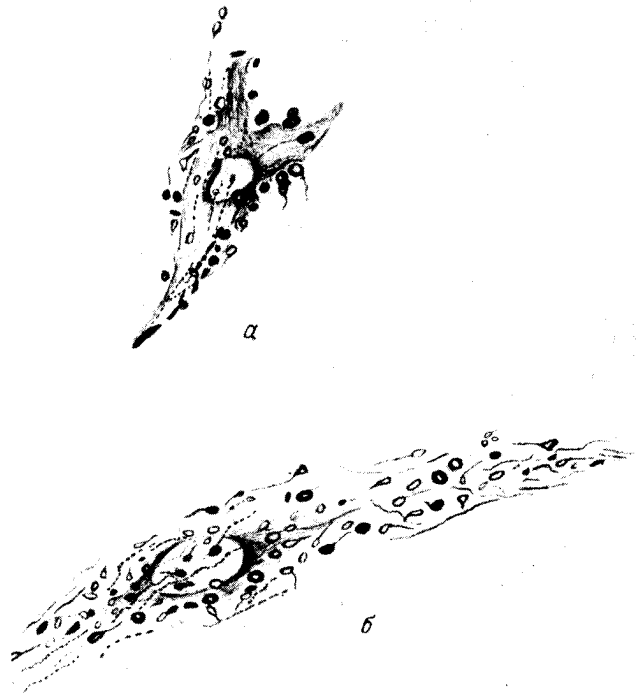


Рис. 2. Дегенерация синапсов на клетках Гольджи через 53 часа после рассечения белого вещества мозжечковых извилин.

a — клетка Гольджи зернистого слоя с аргентофильными, набухшими синапсами и фрагментированными приводящими волокнами; *б* — клетка Гольджи с петлевидными дегенерирующими синапсами; часть из них импрегнируется сильно; на уровне ядра — синапсы в состоянии зернистого распада; импрегнация по Гольджи—Дейнека. Микроскоп М-9, окуляр 15×, объектив 90. Рисовальный аппарат.

звездчатых и веретенообразных клеток Гольджи было обнаружено сплетение, состоящее из множества волокон и большого числа петлевидных синапсов. Особый интерес представляет тот факт, что синапсы и приводящие волокна, выявленные нами в большом количестве на телах и отростках клеток Гольджи, находились в состоянии дегенерации. Это заставляло думать о принадлежности измененных концевых структур волокнам, путь которых из белого вещества в зернистый слой мозжечка был искусственно прерван предпринятым нами экспериментом. Упомянутые ранее литературные данные, равно как и наши собственные наблюдения, показывают, что эти волокна не могут быть отнесены к моховидным и лианообразным, чей путь и отношение к клеткам

коры мозжечка мы выше изложили. Систематическое наблюдение над состоянием синапсов на клетках Гольджи с удивительным постоянством показало, что степень их дегенерации стоит в прямой зависимости от длительности жизни животного после операции и места вмешательства. Вблизи дефекта белого вещества число дегенерирующих синапсов и приводящих волокон весьма значительно. По мере отдаления от него на клетках Гольджи удается обнаружить некоторое количество относительно сохранных синапсов. Это может свидетельствовать об ассо-



Рис. 3. Вступление изолированной группы волокон из белого вещества в зернистый слой. 72 часа после рассечения белого вещества мозжечковых извилин.

a — пучок дегенерирующих волокон, вступающих из белого вещества в зернистый слой, и его распределение по отросткам и телу клетки Гольджи; окуляр 15×, объектив 40. *a*₁ — тот же пучок, варикозность и фрагментация волокон; окуляр 15×, объектив 90; *b* — почти полное отсутствие синапсов и дегенерация волокон на теле той же клетки Гольджи; окуляр 15×, объектив 90; импрегнация по Гольджи-Дейнека; микроскоп М-9; рисовальный аппарат.

циативной природе этой части синапсов. Тем не менее превалирующее большинство концевых структур отдаленно лежащих клеток Гольджи в зависимости от срока жизни животного обнаруживало все стадии дегенерации от аргентофилии и набухания до зернистого их распада (рис. 2). Так, через 24 часа после эксперимента перичеселлюлярные структуры клеток Гольджи четко импрегнируются. Остов петлевидных синапсов становится аргентофильным и набухшим. Окончания моховидных волокон на мозжечковых клубочках так же аргентофильны и выявляются в виде тонких петель и волоконцев. Через 48 часов изменения петлевидных синапсов на клетках Гольджи становятся более грубыми. Имеет место деформация и резкое утолщение петелек, часть которых уже лишается проевета и импрегнируется сплошь. Через 50—53 часа после операции отмечается появление зернистого распада петлевидных синаптических структур и фрагментации приводящих волокон. Соответственно резким изменениям подвергаются моховидные и лианообразные волокна. На препаратах коры мозжечка спустя 72 часа после операции распадающиеся петлевидные синапсы и элементы волокнистого сплетения встречаются в значительно меньшем числе. Относительно сохранные структуры обнаруживаются

исключительно редко. Следует полагать, что в этот период главная масса ранее хорошо выявляемых структур полностью распалась.

Кроме описанных выше дегенеративных изменений волокон и синапсов, контактирующих с клетками Гольджи, прямыми наблюдениями на препаратах удалось установить непосредственное вступление изолированной группы дегенерирующих волокон из белого вещества в зернистый слой. Особую значимость приобретает тот факт, что эти волокна в виде узкого пучка поднимаются по ходу отростка клетки Гольджи, распространяясь по телу и остальным ее отросткам, расположенным в толще зернистого слоя (рис. 3, а). Этот факт убедительно доказывает, что вступающие в контакт с клеткой Гольджи дегенерирующие синапсы принадлежат именно этому особому виду нервных волокон, дегенерация которых наступает в связи с рассечением белого вещества (рис. 3, а₁). В верхних отделах зернистого слоя, вокруг «корзинок» клеток Пуркинье, были обнаружены небольшие скопления дегенерирующих синапсов. Характер их дегенерации полностью соответствовал описанному на клетках Гольджи. Это позволяло думать об общности их происхождения из упомянутых выше особых волокон, вступающих в кору мозжечка.

Следовательно, наличие большого числа дегенерирующих синапсов и приводящих волокон на клетках Гольджи, с постоянством выявляемое при перерезке белого вещества полушарий и червя мозжечка, свидетельствует о том, что, кроме известных ранее моховидных и лианообразных волокон, в кору мозжечка из белого вещества вступает особая, ранее не описанная система волокон. Последние заканчиваются синапсами на клетках Гольджи и в верхних отделах зернистого слоя. Прямыми наблюдениями установлено вступление в зернистый слой из белого вещества этих волокон. При рассечении белого вещества они и их концевые структуры подвергаются дегенерации, стадии которой мы выше описали.

ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерев В. М. Проводящие пути спинного и головного мозга. Ч. II. Волокна мозжечка, волокна мозговых полушарий и общий обзор проводящих систем. 2-е изд., СПб., 1898.
- Гринштейн А. М. Пути и центры нервной системы. 2-е изд., Медгиз, Москва, 1946.
- Ионтов А. С. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XI, № 12, 1955.
- Каплан Л. Л., Арх. анат., гистол. и эмбр., т. XXXII, № 4, 1955.
- (Смирнов А. Е.) A. E. Smirnov, Arch. microsk. Anatom., 52, 1898.
- Степьмаськ М. Анатомический атлас головного и спинного мозга. Гос. изд. медиц. литературы, Варшава, 1956.
- Чернышев А. С. и К. Г. Тэрнан, Арх. анат., гистол. и эмбр., т. X, 62, 1934.
- Cajal R., Arch. f. Anat. u. Physiol. H. V, u. VI, 1893.
- Cajal R. Trabajos. t. 4, Madrid, 1906.
- Cajal R. Etudes sur la neuregenese. Madrid, 1929.
- Golgi C. Sulla fina anatomia degli organi centrali del systema nervoso. Pavia, 1886.
- Kappers A., C. C. Huber and Crosby. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. v. I Sc II. N. Y., 1936.
- Peele T. L. The neuroanatomical basis for clinical neurology. N. Y.—Toronto—London, 1954.
- Tilney F. and H. A. Riley. The form and functions of the central nervous system. Third edition. N. Y., 1938.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**СООТНОСИТЕЛЬНЫЙ ГИСТОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ ЗВЕНЬЕВ
ОБОНЯТЕЛЬНОЙ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДУГИ КРОЛИКА**

Е. И. КАЛИНИНА

(Лаборатория морфологии — заведующий Н. Г. Колосов, и Лаборатория сравнительного онтогенеза высшей нервной деятельности — заведующий В. А. Трошихин)

В данной работе представлены результаты исследования в постнатальном онтогенезе соотносительного хода гистогенетического развития нервных элементов обонятельной луковицы и препириформной области палео-кортекса как начальной части центрального рефлекторного обонятельного пути (I и II центральные нейроны этого пути) и в качестве начала конечного эффекторного рефлекторного пути — нервные элементы двигательной области неокортекса, его пре- и постцентральных полей.

Эти области были выбраны для исследования по следующим соображениям. Согласно данным И. Н. Филимонова (1949) и Розе (Rose, 1926), в ряду животных имеется постоянное соотношение между обонятельной луковицей и препириформной областью обонятельного мозга. Анализ соотносительных величин обонятельной луковицы и различных отделов большого мозга выяснил, что наиболее непосредственно связана с обонянием древняя кора мозга, а в ней ведущее положение занимает препириформная область.

Нами было исследовано восемь животных следующих возрастных групп: кролики 1-го дня жизни, 12-дневные, 18-дневные и 40-дневные (по два в каждой группе). Эти возрастные группы характерны у крольчат в развитии двигательного пищевого условного рефлекса на обонятельный раздражитель (различные эфирные масла). Реакция эта у 1-дневного кролика намечается в тесном взаимодействии с некоторыми тактильными и тепловыми раздражителями или с обоими вместе, вызывая типичную позу поиска соска матери (Иваницкий, 1955). Самостоятельная условно-рефлекторная реакция появляется у кроликов в 17—19-дневном возрасте (Калинина, 1958). К 40-дневному возрасту эта реакция полностью стабилизируется.

К 12-дневному возрасту четко выявляется активная ориентировочная реакция на запаховые раздражители.

Полушария большого мозга крольчат обрабатывались методом Ниссля с последующей окраской серии срезов толудиновой синькой.

Микроскопический анализ препаратов дополнялся количественной оценкой хода развития нейронов при помощи метода математической статистики. Слой обонятельных волокон луковицы в этой работе специально не исследовался.

Изучение гистогенеза нейронов обонятельной луковицы показало, что у кролика 1-го дня жизни при наличии структурно оформленной обонятельной луковицы имеются определенные признаки незаконченного хода ее развития, а именно: узость слоя клубочков (места связи обонятельных волокон с дендритами митральных клеток) и молекулярного слоя. В слое клубочков оформляющие их глиальные ядра более



Рис. 1. Митральные клетки. Обонятельная луковица кролика 1-го дня жизни. Окраска Ниссель, увел. в 1000 раз, иммерсия.

многочисленны с его внутренней стороны, где они образуют сплошную полосу. В слое митральных клеток нейроны и ядра расположены тесно. Слой коллатералей развит еще не достаточно, параллельные ряды ядер, очерчивающих этот слой, немногочисленные. Среди темных и светлых ядер, составляющих основу митрального и внутреннего зернистого слоев клубочков, встречаются нервные клетки эмбрионального типа.

Некоторые промежуточные нейроны молекулярного слоя уже имеют характерную веретеновидную или треугольную форму, но большинство из них имеет эмбриональную форму развития в виде светлого ядра со слабым краевым накоплением цитоплазмы разной формы. Располагаются они преимущественно среди ядер внутренней части слоя клубочков, по границе с молекулярным слоем.

Часть митральных клеток и клеток с султанами (основных клеток обонятельной луковицы), преобразующих энергию обонятельного импульса, типологически оформлена, четко окрашена, в некоторых случаях пикноморфно. В немногих из этих клеток наблюдается просветленность цитоплазмы и ее ядра, характерная для более зрелых форм: очень типично разнообразие в картине выпадения тигроида в их цитоплазме. В слое есть и молодые клетки с относительно широким ядром и охватывающей его узкой полоской цитоплазмы. Ядра митральных клеток в данном возрасте, как правило, имеют 1—2 ядрышка, но могут встретиться и 3—4, в зависимости от степени дифференцировки (рис. 1).

У 12-дневного кролика в обонятельной луковице можно отметить слабое разрежение в расположении нейронов в различных ее слоях, за исключением молекулярного слоя, вообще разреженного. Увеличилось разнообразие в степени дифференцировки нейронов. Среди слоя клубочков

число клеток эмбрионального типа стало больше. Среди промежуточных нейронов в разных слоях появилось много молодых форм. В цитоплазме нейронов митральных клеток и клеток с султанами продолжает отмечаться разнообразие в характере выпадения тигроида и общей окраски нейронов, то четкой, но слабой, то яркой. Среди них увеличилось количество более дифференцированных нейронов, увеличился их размер.

В обонятельной луковице 18-дневного кролика видно дальнейшее разращение в расположении нейронов в слоях. Слой клубочков и молекулярный слой стали заметно шире. Промежуточные нейроны продолжают располагаться преимущественно вдоль внутреннего края слоя клубочков, сохраняя разнообразие в величине и степени дифференцировки. Тигроид в цитоплазме митральных клеток все еще выявляется различно: от нежной запыленности и относительной бледности до оформленного в хлопьевидные глыбки, четко окрашенные. Сохраняется пикноморфность окраски цитоплазмы некоторых клеток с султанами. Клетки заметно увеличились в размерах. Число ядрышек в их ядрах стало меньше (1, изредка 2), что говорит об их возросшей зрелости (рис. 2).



Рис. 2. Митральные клетки 18-дневного кролика. Окраска Ниссель, увел. в 1000 раз, иммерсия.

У 40-дневного кролика по сравнению с новорожденными можно отметить выраженное расширение клубочкового и молекулярного слоев. Клубочки хорошо оформлены охватывающими их глиальными ядрами. Разбросанные в молекулярном слое промежуточные клетки характеризуются разнообразием своей величины и степени дифференцировки — от больших до малых, от треугольных и веретеновидных до клеток эмбрионального типа, с малым овальным ядром и скудным накоплением цитоплазмы около ядра. Оттенки их окраски различны. Преобладающее место их расположения остается прежним, по границе слоев молекулярного и слоя клубочков. Они встречаются в малых количествах и во внутреннем зернистом слое, и среди слоя клубочков. Базофильное вещество их цитоплазмы выпадает главным образом в форме удлиненных глыбок, в ядре 1—2 ядрышка. Митральные клетки и клетки с султанами лежат в слое разреженно, окрашиваются хорошо, тигроид их цитоплазмы различен по форме, то округлый, то удлиненный, имеет тенденцию слипаться

в хлопья различной величины. Среди них могут встречаться клетки со светлой цитоплазмой, бедной тигроидом. Иногда видны клетки с диффузным расположением тигроида. Клетки различной величины: большой, средней и малой. Число ядрышек в ядре не превышает 1, иногда их бывает 2. Слой коллатералей хорошо развит.

Таким образом, за данный период времени от первого дня жизни до 18—40-дневного возраста в обонятельной луковице резко увеличилось число дифференцированных митральных клеток и клеток с султанами. Они обогатились коллатеральными связями. Одновременно увеличилось число и степень дифференцировки промежуточных нейронов. Создались условия для увеличения энергии обонятельных ощущений, воспринимаемых дендритами митральных клеток.

Постэмбриональный гистогенез препириформной области

В препириформной области древней мозговой коры у кролика первого дня жизни основные ее поля P_r и P_{r2} , составляющие узкую корковую пластинку, структурно оформлены: первое характеризуется плотной и узкой корковой пластинкой, второе — широким 1-м слоем и разрыхленной корой (выделить их вместе с их переходными формациями P_{r2a} и P_{r2b} не является затруднительным), но степень дифференцировки нейронов этих полей различна. Клетки средних и малых размеров располагаются тесно. Среди них встречаются типологически более оформленные, но преобладают молодые клетки, характеризующиеся незначительными размерами цитоплазмы около овального светлого ядра: в ряде клеток тигроид мелок, окрашен нежно, заполняет всю цитоплазму полукруглой формы; наблюдается и легкая диффузность окраски конусовидного тела клетки с укрупненными глыбками тигроида у основания ядра. Во внутренней части корковой пластинки можно обнаружить средние по размерам клетки, более дифференцированные, в смысле величины цитоплазмы и характера окраски и выпадения тигроида. В ядрах большинства клеток 1—2 ядрышка, встречаются и 3—4 (рис. 3).

У 12-дневного кролика в препириформной области клетки лежат свободно по сравнению с новорожденным. Окраска большинства нейронов интенсивна. Клетки заметно увеличились в размерах, в особенности их цитоплазма по отношению к ядру. В ядрах — 1—2 ядрышка. Отмечается большее единообразие в степени развития нейронов. Большинство нейронов, средних и малых пирамидных и ассоциативных, имеет типологическую форму.

В 18-дневном возрасте у кролика в препириформной области первые клетки стали крупнее и почти одинаковы по степени дифференцировки; они интенсивно воспринимают окраску, почти одинаково у большинства нейронов. Сохраняется различный характер выпадения тигроида в разных клетках, от распыленного до расположенного малыми глыбками (рис. 4).

У 40-дневного кролика в препириформной области нервные клетки расположены свободно. Различия в степени их дифференцировки сглажены. Окраска нейронов четкая и единообразная. В ядрах клеток видно 1 ядрышко, изредка 2. У клеток размеры ядра превалируют над цитоплазмой: тигроид в цитоплазме окрашивается нежно, виден в виде малых глыбок, почти заполняющих цитоплазму. Среди нейронов обнаруживаются различия в степени насыщенности цитоплазмы.

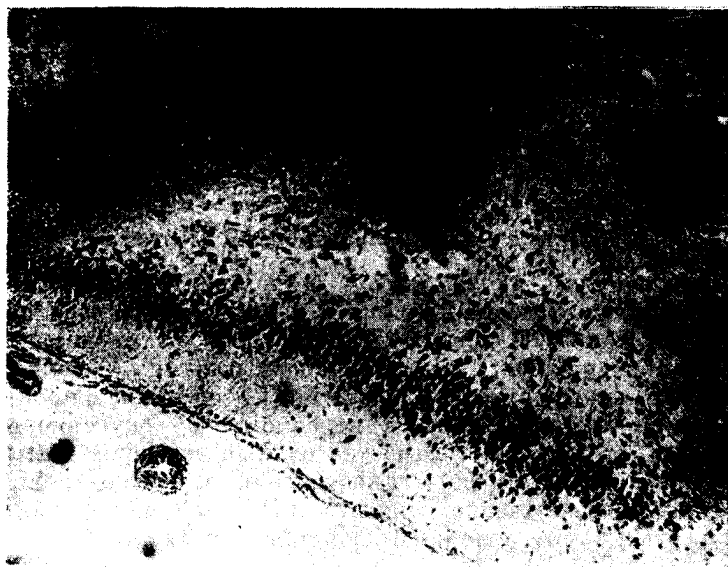


Рис. 3. Препириформная область кролика 1-го дня жизни.
Окраска Ниссель, увел. в 400 раз.



Рис. 4. Препириформная область кролика 18-го
дня жизни. Окраска Ниссель, увел. в 400 раз.

Итак, за период времени от рождения до 40-дневного возраста у кролика в препириформной области имеет место неуклонный рост и созревание первичных клеток, накопление в их цитоплазме тигроидного вещества. К 18- и 40-дневному возрасту заметно увеличивается степень их дифференцировки, сглаживаются различия в их росте и развитии.

Двигательная область коры мозга

В прецентральной агранулярной и постцентральной гранулярной полях коры большого мозга кролика в первый день жизни не все слои структурно очерчены. В прецентральном поле видна характерная неравномерная многоярусность в расположении пирамид V слоя, он широк, постепенно переходит в слои II+III и VI. VI слой также широк, но менее, чем V; II слой отделяется от III неравномерной скученностью своего расположения. IV слой как самостоятельный не может быть выделен на наших препаратах. Переход данного поля в постцентральное четок. Слои V и VI соответственно сужаются. IV слой как самостоятельный в этом возрасте и в этом поле не выделяется отчетливо.

В обоих полях II слой узок, состоит из малых овальных ядер, светлых и темных. В светлых ядрах 1—2 ядрышка, у некоторых из них намечается ничтожное конусовидное накопление цитоплазмы, расположенное апикально и диффузно окрашенное. В III слое ядра несколько крупнее, округлее, лежат свободнее, базофильное вещество цитоплазмы чаще выпадает в виде слабо окрашенных зернышек по краю ядра, иногда в виде очень узенького, диффузно окрашенного полулуния или верхушечного накопления. Переход к V слою четок; в V слое большие пирамиды, немногочисленная часть которых хорошо оформлена, слой светел, разрежен; тигроид цитоплазмы больших пирамид обнаруживается в виде глыбок на фоне просветленной цитоплазмы. По количеству он разнообразен в пирамидах приближенной степени дифференцировки, чаще лежит у основания овального светлого ядра. Клетки разной степени развития и роста, есть близкие к эмбриональному типу. Все они лежат смешанно в V слое. Характерна более яркая окраска больших пирамид у V слоя в прецентральном поле сравнительно с постцентральным. В VI слое средние и малые клетки находятся в начальных стадиях дифференцировки, их ядра просветлены, в них чаще 1 ядрышко, реже 2, редко 3. Цитоплазма клеток видна чаще в виде верхушечного конусовидного накопления или в виде узкого полулуния около ядра, окрашивается слабо диффузно, в некоторых клетках проступают малые глыбки тигроида. Есть клетки эмбрионального типа (рис. 5).

У 12-дневного кролика на срезах обнаруживается разнообразная степень дифференцировки всей массы нейронов двигательной области. II слой намечается по несколько более тесному расположению клеток, в прецентральном поле — гнездовому. Слой постепенно переходит в III с несколько более разреженным расположением клеток. В II+III слоях большинство малых и средних пирамид типологически оформлено, но сохраняет различие в степени дифференцировки, большую или меньшую просветленность окраски цитоплазмы, большую или меньшую глыбчатость выпадения тигроида, более или менее яркую степень его окраски. В ядрах большей частью 1—2 ядрышка. В постцентральном поле IV слой выделяется малыми размерами густо расположенных клеток. У них округлое ядро, значительно меньшая по величине цитоплазма, в которой можно обнаружить мелкоглыбчатый тигроид; форма клеток нечеткая

на окрашенных срезах. IV слой смешивается погранично с I и III слоями. В V светлом разреженном слое большие пирамиды хорошо дифференцированы в своей массе, но есть и отстающие в ходе дифференцировки. Степень окраски больших пирамид пре- и постцентральных полей (сравнительно с кроликом 1-го дня жизни) сглажена. В их цитоплазме, которая хорошо просветляется, много мелких глыбок тигроида. В VI слое нервные

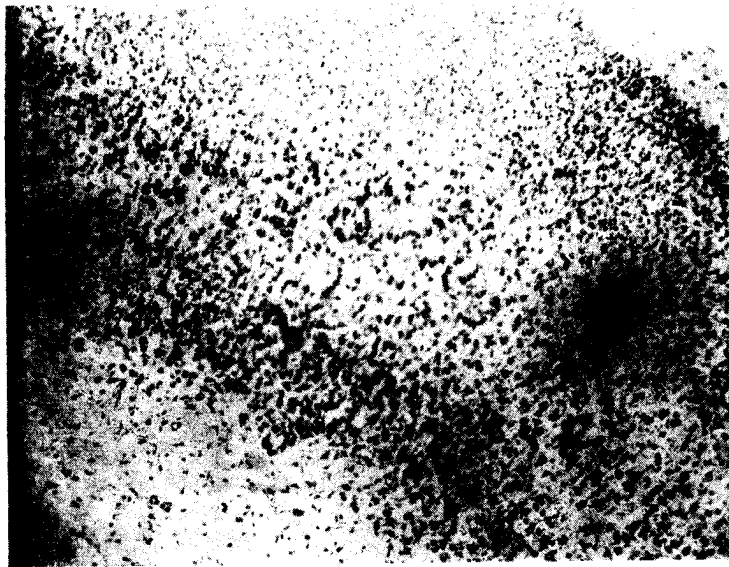


Рис. 5. Двигательная область коры большого мозга кролика 1-го дня жизни. Окраска Ниссель, увел. в 400 раз.

клетки менее дифференцированы в своей массе, чем в V слое: в них чаще встречается диффузность окраски цитоплазмы, по 3 ядрышка в ядре.

Нейроны V и VI слоев более ярки по окраске, чем нейроны II+III и IV, где тигроид более мелок, и нежнее окрашены.

В прецентральной области увидеть четко очерченный IV слой не удастся.

В 18-дневном возрасте во II слое и в постцентральной области наблюдается слабо выраженное гнездовое расположение клеток. Оно неравномерно и, возможно, обусловлено не только «особенностями распределения между ними подрастающих афферентов», как предполагает С. А. Троицкая (1957, стр. 191), но и развивающейся миелинизацией радиарных волокон (Калинина, 1956). Во II+III слоях подавляющее большинство нейронов имеет малую по величине цитоплазму, окаймляющую светлое овальное ядро. В ядрах большей частью 2 ядрышка. В просветляющихся клетках видна проступающая нежная зернистость тигроида. В больших пирамидах V слоя базофильное вещество густо заполняет цитоплазму мелкими глыбками. Сравнительно с 12-дневным возрастом клетки кажутся крупнее. Внешний вид клеток VI слоя изменился мало, но они стали больше (рис. 6).

В 40-дневном возрасте в пре- и постцентральных полях клетки располагаются свободно, малые и средние пирамиды II+III слоя нежно очерчены, тигроид мелкоглыбчат, слабо воспринимает окраску, в IV слое

клетки сохраняют тот же внешний облик, что и в 18-дневном возрасте, но стали несколько крупнее. В слое V большие пирамиды четко окрашены, почти сравнялись в ходе дифференцировки, у них разнообразный характер распределения в цитоплазме тигроида.



Рис. 6. Двигательная область коры 18-дневного кролика. Окраска Ниссель, увел. в 400 раз.

То же можно сказать и о клетках VI слоя. Общее впечатление, возникающее при сравнении с 18-дневным кроликом — некоторое увеличение клеток в размерах.

При вычислении протоплазменно-ядерного отношения ведущих нейронов данных областей были получены следующие цифры, показывающие сравнительную динамику их роста (см. таблицу).

Возраст	Протоплазменно-ядерное отношение нейронов (в микронах)							
	митральных		препириформной области		больших пирамид V слой		средних пирамид III слой	
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$
1 день . . .	200	1.9 ± 0.01	250	1.5 ± 0.03	100	1.6 ± 0.04	—	—
12 дней . . .	100	2.4 ± 0.04	150	1.7 ± 0.03	100	2.1 ± 0.05	100	1.5 ± 0.02
18 дней . . .	100	2.6 ± 0.05	150	1.8 ± 0.02	100	2.1 ± 0.01	100	1.7 ± 0.03
40 дней . . .	200	2.8 ± 0.06	100	1.8 ± 0.04	200	2.3 ± 0.05	100	2.0 ± 0.06
7 месяцев . .	200	2.9 ± 0.06	100	1.9 ± 0.04	100	2.5 ± 0.07	100	2.0 ± 0.01

Протоплазменно-ядерное отношение вычислялось путем деления произведения взаимно-перпендикулярных диаметров клетки на произведение

таких же диаметров ядра. Из таблицы виден поступательный ход роста этого отношения, замедляющийся после 12-дневного возраста и к 40-дневному почти сравнивающийся с цифрами зрелого возраста.

Обсуждение результатов

Следует отметить ведущую дифференцировку митральных клеток обонятельной луковицы и больших пирамид V слоя двигательной области новой коры мозга сравнительно с клетками препириформной области в древней коре и средних пирамид III слоя. Это обстоятельство при сопоставлении с физиологическими данными говорит об их большой функциональной готовности уже к первому дню жизни животного.

Также следует отметить интенсивность хода дифференцировки значительного числа митральных клеток в период развития ориентировочной реакции на запаховые раздражители — к 12-дневному возрасту крольчонка.

Характерно наличие разветвляющейся дифференцировки малых и средних пирамид двигательной коры в период развития и усложнения двигательного пищевого условного рефлекса на искусственный обонятельный раздражитель в условиях комплексного восприятия действительности.

По нашим данным (Калинина, 1956), с 7-дневного возраста и в особенности с 10—17-дневного начинает миелинизироваться в определенной последовательности кора большого мозга кролика. К 40 дням жизни процесс еще не заканчивается. Эти данные подтверждаются работами С. А. Троицкой (1957).

А. М. Иваницкий обнаружил, что к 10-дневному возрасту у кролика оформляются шипики на дендритах пирамид двигательной области. Они представляют собой субстрат аксо-дендритических связей, подрастающих к пирамидам афферентов.

К 40-дневному возрасту еще не заканчивается пирамидизация коры (Троицкая, 1957).

Принимая во внимание, что за данный период времени процесс роста и развития нейронов данных областей коры еще не заканчивается, важно отметить наличие определенного состояния функциональной и морфологической зрелости нейронов начальной центральной части афферентного и эфферентного звеньев обонятельной рефлекторной дуги, в особенности верхнего этажа коры большого мозга.

Кроме того, следует обратить внимание на факт интенсивного развития протоплазмально-ядерного отношения ведущих нейронов исследованных областей в период развития их функциональной активности, после чего этот процесс резко замедляется.

Выводы

1. С 1-го дня жизни до 40-дневного возраста у кроликов отмечается интенсивный рост и развитие нейронов обонятельной луковицы, корковой пластинки препириформной области палеокортекса и двигательной области новой коры большого мозга.

2. В ходе соотносительного роста и развития нейронов данных областей митральные клетки обонятельной луковицы и большие пирамиды V слоя коры мозга предшествуют таковым препириформной области и малым и средним пирамидам II+III слоев двигательной области.

3. К 40-дневному возрасту протоплазменно-ядерное отношение данных нейронов сравнивается в ходе своего развития, почти совпадая с цифрами этого отношения у зрелого животного.

ЛИТЕРАТУРА

- И в а н ц к и й А. М. Соотношение между развитием функции и структуры коры головного мозга в онтогенезе. Автореф. дисс. М., 1955.
К а л и н и н а Е. И., Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова, т. V, 1956.
К а л и н и н а Е. И., Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и реф. докл., Л., 1958.
Т р о и ц к а я С. А., Матер. третьей научн. конфер. по вопр. возрасти. морф. физиол. биохим., Тез. докл., М., 1957.
Ф и л и м о н о в И. Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. Изд. АМН СССР, 1949.
R o s e M., Journ. Physiol. u. Neurol., 13, XXIV, II. 1—2, 1926.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

РЕЦЕПТОРНЫЕ НЕЙРОНЫ В ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

И. Г. КОЛОСОВ

(Лаборатория морфологии. Заведующий — И. Г. Колосов)

Вопрос об афферентных элементах в вегетативной нервной системе имеет важное принципиальное значение. От того или иного решения этого вопроса зависит наше понимание строения нервной системы, а следовательно, и понимание ее функционального значения.

В классических работах Ленгеля (Langley, 1903) автономная нервная система рассматривается как система чисто эфферентная, лишенная своих афферентных элементов. Взгляды Ленгеля получили широкое распространение и нашли поддержку как среди физиологов (Орбели, 1926, и др.), так и среди морфологов (Kölliker, 1902; Лаврентьев, 1939; Ranson, 1948, и др.). Вследствие большого авторитета указанных авторов стройная физиологическая схема строения вегетативной нервной системы фактически вытеснила из поля зрения морфологов не менее блестящие работы и концепции выдающегося русского гистолога А. С. Догеля (1897).

Долгое время учение Ленгеля не вызывало никаких возражений и рассматривалось как совершенно безупречное. Но в последнее время положение несколько изменилось благодаря появлению целого ряда физиологических и гистологических работ, результаты которых оказывались в противоречии с установившимися представлениями. Немало таких примеров мы находим и в старой литературе.

Еще в 1895 г. В. М. Бехтерев, один из крупнейших морфологов нервной системы, писал, что «собственно узловая или симпатическая нервная система представляет в сущности как бы отпрыск центральной нервной системы и подобно тому, как последняя состоит из отдельных нервных элементов, или единиц, проводящих в центростремительном и центробежном направлениях, так и симпатическая нервная система представляет узловую цепь различным образом соприкасающихся и примыкающих один к другому нервных элементов как двигательных, так и чувствительных, проводящих в мозгу импульсы от наших внутренних органов» (Бехтерев, 1895, стр. 14).

На основании обширных сравнительно-гистологических исследований А. А. Заварзин (1950) пришел к выводу, что в вегетативной нервной системе должны быть собственные рефлекторные нейроны и собственные рефлекторные дуги, поскольку вегетативная нервная система и система туловищного мозга произошли из общей диффузной нервной системы. В дальнейшем вегетативная нервная система вместе со спинным мозгом представляли лишь дифференцированные в том или ином направлении отделы единой нервной системы.

А. А. Заварзин проследил отростки клеток 2-го типа до рецепторных окончаний в кишечнике и сердце членистоногих.

В явном противоречии со схемой Ленглей стоит и концепция А. С. Догеля, построенная на основе гистологических наблюдений. Если Ленглей считал, что автономная нервная система состоит из эфферентных цепей, состоящих из двух нейронов, то А. С. Догель установил, что, кроме эфферентных нейронов в ганглиях вегетативной нервной системы, отмечается наличие чувствительных нейронов, описанных им под названием клеток 2-го типа, ныне клеток 2-го типа Догеля. Такие рецепторные нейроны наблюдаются в сплетениях внутренних органов и, прежде всего, в органах пищеварительного тракта. По мнению Догеля, дендриты клеток 2-го типа оканчиваются в тканях органа соответствующими воспринимающими приборами, а нейриты входят в синаптическую связь с моторными клетками 1-го типа. На основе своих гистологических данных, А. С. Догель впервые создает концепцию о местной рефлексорной дуге. Физиологи также неоднократно наблюдали рефлекс в пределах самой вегетативной нервной системы. В частности, экспериментальное обоснование наличия в организме периферических рефлексов было представлено еще давно русским физиологом Н. М. Соковниным (1877), установившим в физиологическом эксперименте возможность сокращения мышц мочевого пузыря при раздражении центрального конца перерезанного подчревного нерва в условиях целостности второго подчревного нерва.

Впоследствии рефлекс в пределах вегетативной нервной системы наблюдались многими физиологами (Миславский и Борман, 1898; Власов, 1903; Разенков, 1926; Сергиевский, 1955; Kuntz, 1953, и др.).

Кеннон (Cannon, 1912) в результате физиологических экспериментов признал реальной концепцию А. С. Догеля о межнейронных связях в стенках кишечника. О разнообразных связях между нейронами кишечных сплетений говорит и Т. Н. Радостина (1954), считающая, что существенную роль в усложнении синаптической связи между нейронами играют клетки 2-го типа Догеля, рецепторную природу которых она ставит вне сомнения.

М. В. Сергиевский (1955), уделивший много внимания этому вопросу, пришел к выводу, что вегетативная нервная система имеет в своем составе как центробежные, так и центростремительные нейроны, образующие так называемые местные рефлексорные дуги. К сожалению, достаточно убедительных морфологических доказательств синаптической связи между вегетативными нейронами до сих пор не было. Поэтому механизм периферической нервной регуляции старались толковать как результат аксон-рефлексорной деятельности центробежных симпатических волокон.

«Нужно думать, — писал Лаврентьев, — что периферические нейроны не имеют синаптических связей, рефлексорные же явления могут быть удовлетворительно истолкованы аксон-рефлексорным феноменом». (Лаврентьев, 1948, стр. 38).

В данный момент трудно принять это положение. В настоящее время накопилось достаточное количество морфологических и экспериментальных данных, свидетельствующих с достаточной убедительностью в пользу межнейронных связей в узлах автономной нервной системы.

По поводу клеток 2-го типа Догеля к настоящему времени мы имеем солидную литературу. За 60 лет, минувших со дня их открытия А. С. Догелем, эти рецепторные нейроны наблюдались и изучались многочисленными гистологами, которые высказывали разные, подчас противоречивые, мнения по поводу их морфологического и физиологического значения.

В свое время Штер (Stöhr, 1932) резко высказывался против классификации А. С. Догеля, называя ее произвольной и необоснованной. Он и его ученики не считали возможным выделить клетки 2-го типа в качестве собственных рецепторных нейронов ганглиев вегетативной нервной системы.

В последнее время Штер сделал некоторую уступку, выделив их в особую форму нейронов кишечных сплетений. Не склонны рассматривать клетки 2-го типа как особые рецепторные нейроны вегетативной нервной системы Ренсон (Ranson, 1948) и Б. И. Лаврентьев (1939), опирающиеся в своих воззрениях на экспериментальные исследования Ленглея, Л. А. Орбели и других физиологов, считающих, что роль периферических нервных узлов сводится только к проведению центробежных импульсов.

Но в настоящий момент, как мне кажется, большинство исследователей-гистологов склонны разделить старую концепцию А. С. Догеля.

Как чисто гистологические исследования, так и экспериментально-морфологические изыскания последнего времени заставляют думать о клетках 2-го типа как о чувствительных нейронах автономной нервной системы. И. Ф. Иванов (1937), специально занимавшийся изучением клеток 2-го типа Догеля в интрамуральных кишечных сплетениях кошки, отметил, что рецепторные нейроны обеспечивают функциональное единство интрамуральной нервной системы и автоматизацию движений пищеварительного тракта.

Экспериментально-морфологические исследования привели И. Ф. Иванова к тому заключению, что «клетки 2-го типа являются морфологическим субстратом рецепторного звена местной рефлекторной дуги, их аксоны заканчиваются синапсами на элементах эфферентного звена» (стр. 331).

Я прежде всего убедился, что клетки 2-го типа, или вернее рецепторные нейроны, в той или иной форме существуют в нервных сплетениях пищеварительного тракта как высших, так и низших позвоночных животных. Они могут иметь различный морфологический облик у различных представителей позвоночных, стоящих на различных ступенях филогенетической лестницы. В процессе эволюции структуры этих клеток претерпевают определенные изменения, и клетки 2-го типа млекопитающих и человека, на что я указывал еще несколько лет назад, не похожи на клетки 2-го типа птиц, рептилий и тем более низших позвоночных. Я должен сказать, что под клеткой 2-го типа в настоящее время мы понимаем вообще чувствительные нейроны вегетативных ганглиев, которые могут иметь различную форму. Клетки 2-го типа вовсе не являются приобретением только млекопитающих, у которых они впервые были описаны А. С. Догелем, они имеются также и у низших позвоночных.

Поэтому, если мы не встречаем в том или ином сплетении типичных догелевских клеток 2-го типа, то это вовсе не означает, что данное сплетение лишено чувствительных нейронов. Это обстоятельство находит себе объяснение в том, что чувствительный нейрон у определенного вида животных может очень далеко отойти от обычной формы чувствительной догелевской клетки.

Если не считаться с этим фактом, то очень легко сделать неправильный вывод и не найти клеток 2-го типа, как это и случилось с Т. Н. Радостиной, которая отрицает наличие рецепторных нейронов в нервных сплетениях рептилий лишь только потому, что ей не удалось найти там типичных форм клеток 2-го типа Догеля.

Клетки 2-го типа, описанные многочисленными авторами у млекопитающих и человека, очень типичны, но, если мы будем искать такие же формы в нервных сплетениях пищеварительного тракта у нижестоящих позвоночных, то не найдем там таких типичных форм чувствительных нейронов. Лишь только тщательное изучение деталей морфологического строения и особенностей ветвления дендритов и окончаний, которые образуются дендритами, и, наконец, изучение связей этих нейронов с эфферентными нейронами убеждает нас в афферентной их природе.

Кстати, здесь нужно сказать несколько слов о применяемых методах изучения афферентных нейронов пищеварительного тракта. Большинство авторов, соприкасавшихся с этим вопросом, пользовались методом Бильшовского—Грос, который давал прекрасные результаты на тотальных препаратах и на толстых срезах. Но мне думается, что методы серебрения не дают полной картины нейронов кишечных сплетений. Это особенно касается той сложной системы ветвлений их периферических отростков, которые так характерны для клеток 2-го типа Догеля и которые, как мне кажется, могут быть полностью выявлены лишь с помощью метода метиленовой сини по А. С. Догелю. Поэтому при изучении морфологии клеток 2-го типа мы наряду с методом Бильшовского—Грос широко пользовались методом Догеля, возможности которого еще не использованы. Метод метиленовой сини в оригинальной прописи Догеля может дать еще много для неврогистологии; он незаслуженно забыт современными неврогистологами, увлекающимися нейрофибрилярными методами серебрения. Нам никогда бы не удалось проследить на всем протяжении периферические отростки клеток 2-го типа Догеля и тем более окрасить их рецепторные окончания, столь сложные по своей конструкции, если бы мы не пользовались методом метиленовой сини.

Как известно, самому А. С. Догелю не удалось проследить периферических отростков его клеток вплоть до окончаний, и его блестящей гипотезе о рецепторных элементах и рефлекторной дуге в автономной нервной системе явно недоставало этих важных морфологических данных. Он не мог продолжить своих работ в этом направлении, так как в тот момент морфология периферической нервной системы лишь закладывала свой фундамент, и перед крупным русским гистологом стояли иные, более важные задачи, которые требовали много внимания и много времени.

Нам лишь после упорных исканий и затраты большого труда и большого количества времени удалось в конце концов заполнить существовавший пробел и окрасить метиленовой синью клетки 2-го типа вместе с их окончаниями. Другими словами, мы получили рецепторные окончания местного происхождения, возникающие за счет протоплазматических отростков клеток 2-го типа Догеля, располагающиеся как на территории ганглия, так и за его пределами в соединительной ткани и в мышечной ткани стенки кишечника. По своему строению эти рецепторные окончания очень похожи на рецепторные окончания центрального происхождения, хотя и имеют некоторые морфологические особенности.

Все это вместе взятое дает возможность нам смелее говорить о рецепторном значении клеток 2-го типа Догеля. Я позволю себе привести гистологический материал, полученный мной и моими сотрудниками по клеткам 2-го типа Догеля.

Я приведу сначала данные, касающиеся клеток 2-го типа млекопитающих и человека, а затем спущусь ниже, хотя, может быть, было бы правильнее начать с низших позвоночных. Я это делаю только потому, что впервые были описаны клетки 2-го типа у млекопитающих. Как уже было отмечено

А. С. Догелем (1897), а впоследствии Б. И. Лаврентьевым (1939), И. Ф. Ивановым (1937), Штером (Stöhr, 1930, 1932) и другими, клетки 2-го типа характеризуются небольшим количеством длинных, уходящих за пределы ганглия дендритов. Никто из упомянутых авторов, в основном пользовавшихся методом серебрения, не смог проследить периферических отростков клеток 2-го типа до их окончаний. Впервые это удалось сделать в нашей лаборатории Т. С. Ивановой (1952, 1957), а впоследствии А. А. Милохину (1956). Т. С. Иванова применяла в своих исследованиях главным

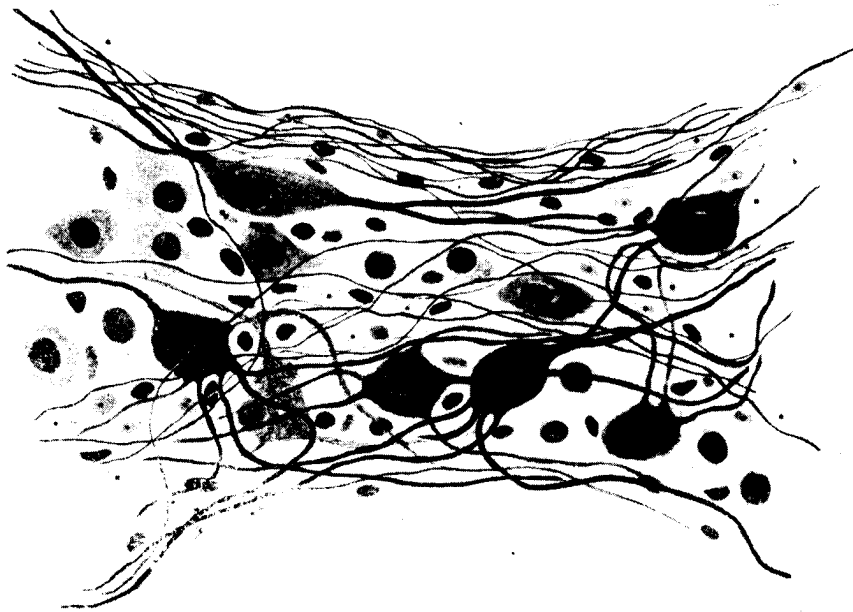


Рис. 1. Клетки 2-го типа Догеля в ганглии двенадцатиперстной кишки человека. Рейхерт; об. имм. $1/12$, ок. 10; Бильшовский—Грос.

образом метод Догеля. Она выявила картину ветвления периферических отростков клетки 2-го типа Догеля в тонких кишках кошки с большой полнотой.

Окончания эти отростков, которые она наблюдала на своих препаратах, представляются в виде довольно компактных кустиков, конечные веточки которых несут на себе колечки и пуговки. Эти последние входят в соприкосновение с элементами иннервируемых тканей. Посредников между ними и элементами иннервируемых тканей Т. С. Иванова не наблюдала.

В противоположность другим авторам мы различаем у клеток 2-го типа длинные и короткие дендриты, что получает подтверждение в работах А. М. Чилингаряна (1955). Короткие дендриты обильно ветвятся на территории ганглия, и их концевые образования имеют отношение к глии и соединительной ткани узла, а также и к нейронам и нервным тяжам, проходящим по территории ганглия. Длинные дендриты, покидая ганглий, начинают ветвиться в гладкой мускулатуре или соединительной ткани.

В результате ветвления получаются довольно распространенные кустики.

У человека клетки 2-го типа мало чем отличаются от таковых у млекопитающих (рис. 1, 2). К сожалению, человеческий материал обрабатывался главным образом по методу Бильшовского—Грос. Отростки клеток также могут быть короткими и длинными, и поэтому ветвление их может происходить как на территории ганглия, так и за пределами его. Интересный препарат клетки 2-го типа Догеля был получен Ю. И. Слепковым (1954) в нижнем брыжеечном узле человека, проследившим пери-

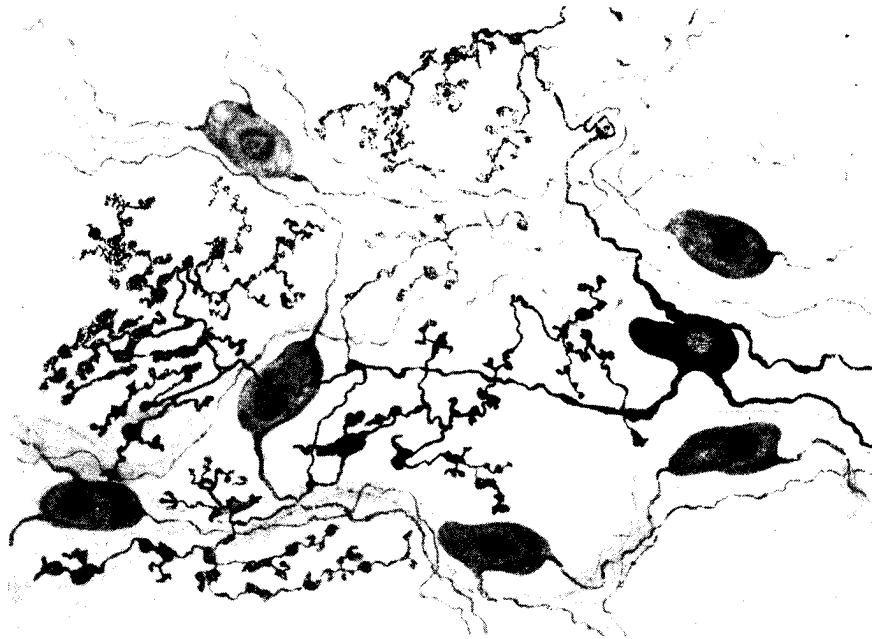


Рис. 2. Чувствительная клетка 2-го типа Догеля с отростками и их окончаниями в тонком отделе кишечника кошки. Метиленовая синь. М. МБИ-1, об. 90, ок. 10.

ферический отросток клетки на всем его протяжении. Отросток заканчивался на территории ганглия типичным рецепторным окончанием в виде кустика.

У птиц картина заметно меняется: тело клетки по объему меньше, нежели у млекопитающих и человека. Форма тела овальная. Отростки обычно отходят с одного полюса, что является довольно постоянным признаком (рис. 3). Так же, как у млекопитающих, они могут быть короткими и длинными и заканчиваться довольно раскидистыми кустиками. Степень ветвления периферических отростков значительно уступает млекопитающим, и концевые образования имеют вид редких кустиков. Концевые образования коротких отростков располагаются в ганглии, имея отношение ко всем его компонентам, а концевые образования длинных отростков находятся вне ганглия.

У рептилий (черепаха) форма нейронов еще более отклоняется от привычной формы клетки 2-го типа у млекопитающих, представляясь более вытянутой. Все дендриты отходят на одном полюсе и заканчиваются вдалеке от тела клетки слабоветвленным кустиком; терминальные

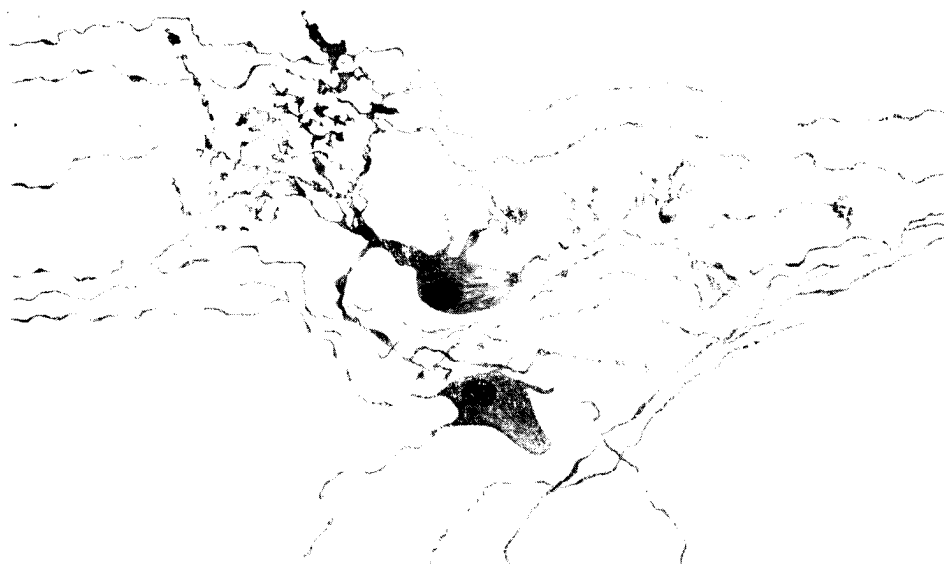


Рис. 3. Чувствительная клетка 2-го типа Догеля с отростками и их окончаниями из межмышечного сплетения тонкого отдела кишечника курицы. Метиленовая синь. М. МБИ-1, об. 90, ок. 10.

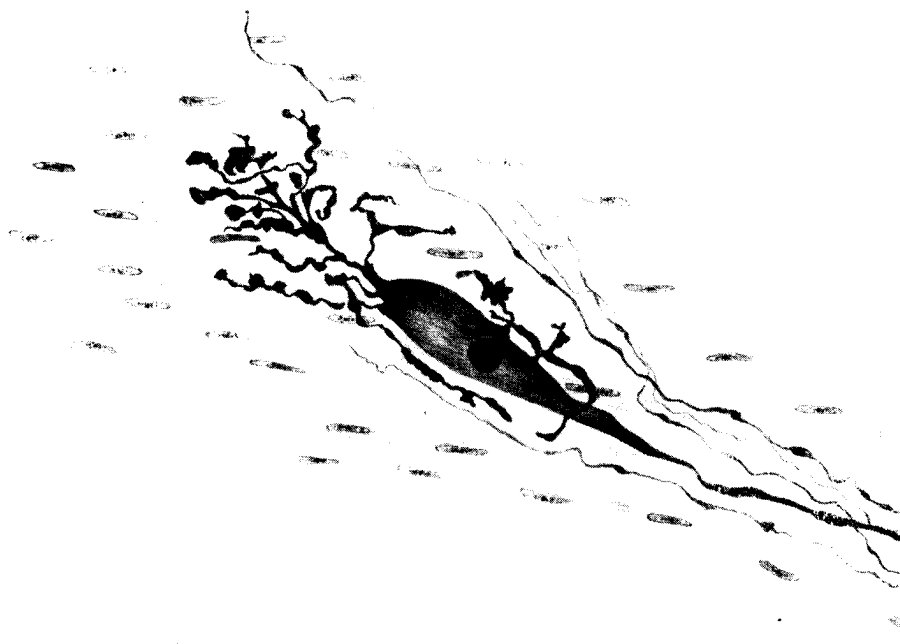


Рис. 4. Чувствительная клетка 2-го типа Догеля с окончаниями на ее отростках в межмышечном сплетении тонкого отдела кишечника черепахи. Метиленовая синь. М. МБИ-1, об. 90, ок. 10.

веточки несут на себе массивные бляшки, которые соприкасаются с элементами иннервируемой ткани (рис. 4).

Рецепторные нейроны в пищеварительном тракте низших позвоночных (окунь, стерлядь и минога) были подробно изучены и описаны А. А. Милохиным (1956).

Изученные нами интрамуральные сплетения кишечника и желудка костистых рыб (окунь) содержат значительное количество рецепторных

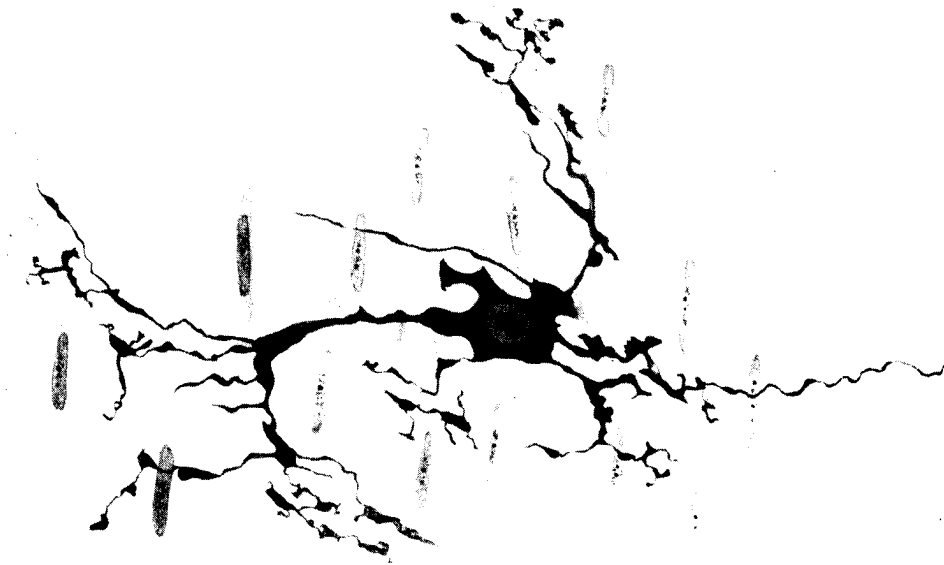


Рис. 5. Чувствительная клетка с ее отростками и окончаниями их в межмышечном сплетении тонкого отдела кишечника окуня. Метиленовая синь. М. МБИ-1, об. 90, ок. 10.

нейронов, имеющих свой оригинальный морфологический облик, отличающий их как от клеток 2-го типа Догеля млекопитающих, так и от нижестоящих позвоночных (стерлядь).

Приводимый рис. 5 дает весьма ясное представление о рецепторных кишечных нейронах костистых рыб. Терминальные веточки рецепторов заканчиваются широкими бляшками.

Интересно отметить, что в различных отделах желудка окуня рецепторные нейроны несколько разнятся в смысле своей конструкции. Наиболее сложную форму рецепторных нейронов мы встречаем в пилорической части, несколько проще — в средней части и наиболее примитивные формы — в дне желудка. Надо думать, что все морфологические детали объясняются различием функциональных отделений различных областей желудка, что создает разные условия для рецепции.

У стерляди, представителя костно-хрящевых рыб, рецепторные нейроны выглядят несколько примитивнее, чем у костистых рыб, и много сложнее, чем у миноги, которая является простейшим позвоночным.

Периферический отросток, часто единственный, многократно дихотомически делится, в результате чего образуется довольно сложный и характерный кустик. Конечные веточки кустика лежат в соединительной ткани или погружаются в гладкую мускулатуру кишечника.

По своей форме рецепторные нейроны кишечника стерляди мало похожи на клетки 2-го типа Догеля, которые мы привыкли видеть в ганглиях интрамуральных сплетений млекопитающих и человека.

Рецепторные нейроны стерляди резко отличаются от моторных нейронов, неоднократно описанных в кишечнике стерляди (Закусев, 1898; Колосов и Иванов, 1930; Победоносцев, 1951).

На телах моторных нейронов описаны перичеселлюлярные аппараты. Дендриты их заканчиваются типичными дендритическими пластинками, неоднократно описанными многими авторами.

В кишечнике миноги (Милохин, 1956) нейроны сходны по форме с чувствительными нейронами спинальных узлов. Автору на толстом препарате кишечника миноги удалось увидеть, как периферические отростки описываемых нейронов ветвятся и заканчиваются в соединительной ткани в виде несложных кустиков, аксон же направляется к эфферентному нейрону и образует на его теле перичеселлюлярные аппараты.

Все это позволило А. А. Милохину окончательно убедиться в рецепторной природе обнаруженных им нейронов.

Имеющийся в нашем распоряжении материал по морфологии рецепторных нейронов пищеварительного тракта низших и высших позвоночных с достаточной ясностью, на мой взгляд, показывает, что автономная нервная система имеет собственно рецепторные нейроны. Этот же материал является достаточным основанием, чтобы думать об усложнении организации этих рецепторных нейронов в связи с усложнением организации животного.

Форма вегетативного рецепторного нейрона не является постоянной, так же как это отмечено в новейших исследованиях для эфферентных вегетативных клеток. Эта форма меняется не только в процессе филогенеза или индивидуального развития, но даже в зависимости от того, в каком органе и в какой ткани располагается нейрон.

Нет никакого сомнения, что условия существования существенно влияют на формирование чувствительных нейронов. Это последнее обстоятельство указывает на специализацию нейрона, на его приспособление к определенным раздражителям.

Наличие в автономной нервной системе собственных рецепторных нейронов заставляет предполагать, что роль ганглиев этой системы не ограничивается только проведением центробежных импульсов, как это предполагают некоторые физиологи (Ленглей, Орбели и др.) и опирающиеся на их физиологические данные некоторые морфологи (Ренсон, Лаврентьев и др.). Эти авторы отрицают всякую возможность осуществления рефлекторной реакции в периферических ганглиях.

В то же время известно, что многие физиологи (Соковнин, 1877; Разенков, 1926; Быков, 1947; Булыгин, 1952; Сергиевский, 1955) полностью разделяют взгляды морфологов на природу и значение клеток 2-го типа Догеля. Но для того чтобы иметь право говорить о существовании рефлекторных дуг в пределах вегетативной нервной системы, необходимо еще показать наличие синаптических связей.

В настоящее время морфологический материал позволяет с уверенностью говорить о наличии синаптических связей между рецепторным и эфферентным нейронами. Первый пример такой связи получен в нашей

лаборатории А. А. Милохиным на препарате кишечника миноги, который показал на одном стекле всю рефлекторную дугу целиком от рецептора в стенке кишечника до эфферентного нейрона.

Недавно такую же синаптическую связь клетки 2-го типа Догеля с эфферентным нейроном наблюдал С. Г. Кулькин (1957) в мочевом пузыре человека. Следовательно, морфологические данные показывают, что автономная нервная система имеет не только собственные рецепторные нейроны, но и собственные рефлекторные дуги. Очевидно, эти рефлек-

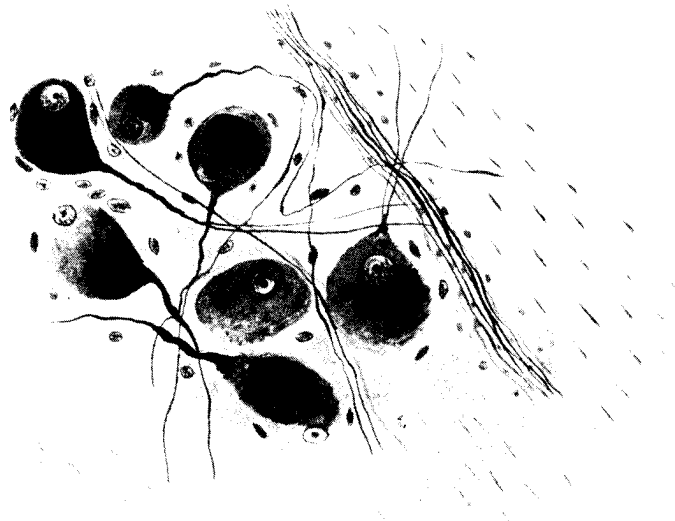


Рис. 6. Униполярные нейроны в илеоцекальном сфинктере человека. Лейтц., об. нмм. $\frac{1}{12}$, ок. 12.

торные дуги надо рассматривать как образования, формирующие ее собственный рефлекторный аппарат, подобный таковому аппарату в спинном мозге.

Это вполне согласуется с вышеприведенными взглядами А. А. Заварзина (1950).

Изучая афферентные нейроны кишечника и афферентную иннервацию в целом, мы уделили особое внимание чувствительному сплетению илеоцекальной области, которая интересует физиологов и клиницистов.

Кроме хорошо выраженного афферентного сплетения, я отметил в этой области наличие особо большого количества клеток 2-го типа со всеми их морфологическими особенностями. Но что самое интересное, наряду с клетками 2-го типа удалось установить в илеоцекальной области значительное количество типичных спинальных чувствительных нейронов, с характерным для них ветвлением отростков. Нередко спинальные чувствительные нейроны собирались в обособленные ганглии, состоящие из нескольких клеток (рис. 6).

В этом отношении очень демонстративны препараты В. Е. Гавришиной (1957), изучавшей илеоцекальную область кишечника сельскохозяйственных животных (овца, корова).

В последнее время (Шиндин, 1957) были обнаружены спинальные нейроны и целые ганглии, построенные из них в тазовом сплетении тех же сельскохозяйственных животных.

Трудно толковать их значение как в морфологическом, так и в физиологическом смысле.

В заключение мне хотелось бы привести данные некоторых современных исследователей, изучающих периферию вегетативной нервной системы, поскольку они в своих работах касаются клеток 2-го типа Догеля и высказывают по этому вопросу весьма оригинальное мнение.

Я имею в виду прежде всего работы Мейлинга (Meyling, 1953, 1955) и Хабонеро (Jabonero, 1952, 1955). Эти авторы опубликовали несколько статей, касающихся строения периферической части автономной нервной системы. По их мнению, автономная нервная система построена в конечном отделе из так называемой *Nervenzellennetz*, состоящей из интерстициальных клеток Кахаля или, как их именует Мейлинг, из автономных интерстициальных клеток. В нервной природе интерстициальных клеток ни Мейлинг, ни Хабонеро не сомневаются.

Вопрос об интерстициальных клетках Кахаля — старый и сложный вопрос, который еще ждет своего разрешения, и я думаю, что потребуются еще много труда и времени, для того чтобы более или менее приблизиться к пониманию природы и физиологического значения интерстициальных клеток Кахаля.

Меня лично совершенно не убедили доказательства Мейлинга и Хабонеро, приводимые ими в пользу нервной природы интерстициальных клеток. Самыми вескими доказательствами было бы наличие нейрофибрилл и нислевской зернистости в интерстициальных клетках, но эти положения как раз являются малообоснованными как в трудах самих авторов, так и в соответствующей литературе.

Я не могу здесь подробно останавливаться на важной и принципиальной проблеме интерстициальных нейронов, для этого нужна специальная статья. Но дело все в том, что Мейлинг, толкуя интерстициальные клетки как настоящие нейроны вегетативной нервной системы, считает, что образованная ими *Nervenzellennetz* находится в синцитиальной связи с клетками 2-го типа Догеля, и отсюда делается вывод, что клетки 2-го типа Догеля принадлежат к периферической нервной сети. Мнение Мейлинга разделяется и Хабонеро.

Мейлинг и Хабонеро считают, что клетки 2-го типа Догеля являются обычными симпатическими клетками. Между клетками 2-го типа Догеля и интерстициальными клетками имеются переходные формы. Симпатические постганглионарные волокна оканчиваются на клетках 2-го типа Догеля, так же как на клеточных элементах периферической сети. Хабонеро считает, что клетки 2-го типа Догеля и интерстициальные клетки образуют в действительности одну систему, в которой тела клеток 2-го типа представляют место рецепции импульсов, доставляемых преганглионарными волокнами и осевыми цилиндрами клеток 1-го типа.

Интересно, что авторы, делающие столь серьезные выводы, подрывающие основы современного понимания строения автономной нервной системы, а следовательно, и функции ее, очень много пишут об интерстициальных клетках и богато иллюстрируют эту часть работы, но когда дело доходит до клеток 2-го типа Догеля, то опускается большая морфологическая и физиологическая литература, имеющаяся в настоящее время по поводу рецепторных нейронов в автономной нервной системе и по поводу концепции местной рефлекторной дуги, которая получила морфоло-

гическое обоснование, подкрепляющее выводы физиологов о так называемых периферических рефлексах (Соковнин, 1877; Разенков, 1926; Сергиевский, 1955, и др.).

Для того чтобы таким образом толковать значение клеток 2-го типа Догеля, мне кажется, требуется более убедительный морфологический материал, чем это имеет место у авторов. Приводимые авторами микрофотограммы и рисунки маловразумительны, и на основе их рискованно делать заключение о нервной природе интерстициальной клетки, о связи



Рис. 7. Клетка 2-го типа Догеля и интерстициальная клетка из тонкого кишечника кошки. Перерезан *n. hypogastricus*. Метиленовая синь. М. МБИ-1, об. 40, ок. 10.

ее с клетками 2-го типа Догеля, тем более, что Хабонеро строит свои выводы на препаратах пищевода, где клетки 2-го типа Догеля, если и встречаются, то в очень редких случаях.

Как известно, Б. И. Лаврентьев отрицает наличие клеток 2-го типа в пищеводе. Рисунки Хабонеро меня не убедили в том, что они там существуют. Эти рисунки так далеки от обычного нашего представления о форме и структуре клеток 2-го типа, что я отношусь к ним с большим скепсисом.

Нельзя решать такой сложный вопрос, не имея в руках большого морфологического материала и в особенности сравнительно-морфологического материала, который дает возможность правильнее подойти к толкованию догелевских клеток. Сравнительно-гистологический материал не позволяет согласиться с мнением Мейлинга и Хабонеро, присоединяющих клетки 2-го типа к сети интерстициальных клеток, нервную природу которых они стремятся доказать, как мне кажется, неудачно.

Экспериментальные же работы Б. И. Лаврентьева и казанских гистологов продемонстрировали, что интерстициальные клетки являются шванновскими элементами, которые, соединяясь в синцитий, образуют проводящий путь для нервных волокон конечного звена вегетативной нервной системы. В опытах с перерезкой подчревных нервов часть нервных волокон, проходящих в шванновском синцитии, испытывает явную дегенерацию. Ту же самую картину получила Е. К. Плечкова (1939) в сердце после перерезки симпатических нервов. Эти опыты являются достаточно убедительным доказательством, что описанные авторами в протоплазме

фибриллярные образования нельзя принимать за нейрофибриллы, а нужно толковать как нервные волокна, как аксоны.

Основываясь на своем сравнительно-гистологическом материале, я могу отнести клетки 2-го типа только к рецепторным нейронам, которые входят как афферентное звено в состав местной рефлекторной дуги. Несомненно, что в этой области необходимы дальнейшие гистологические исследования, как они необходимы и для более ясного представления о морфологии и физиологии интерстициальных клеток Кахала.

В последнее время в связи с появлением работ Мейлинга и Хабонеро я много занимался морфологией интерстициальных клеток Кахала и применил несколько методов неврогистологических исследований. Наиболее ясных результатов я достиг с методом метиленовой сини и Бильшовского—Грос. На препаратах, полученных методом метиленовой сини, очень часто окрашивались одновременно интерстициальные клетки и клетки 2-го типа Догеля. Это обстоятельство дало возможность произвести сравнительную оценку их морфологических отличий. На рис. 7, сделанном с одного препарата, можно различить одновременно интерстициальную клетку и клетку 2-го типа Догеля, где при первом взгляде видна вся разница в их строении. Морфологически — это две совершенно различные структуры.

ЛИТЕРАТУРА

- Бехтерев В. М. Проводящие пути головного и спинного мозга. СПб., 1895.
 Булыгин И. А., Интероцептивные условные пищевые рефлексы с мочевого пузыря и желудка. Вопросы физиологии interoцепции. Изд. АН, М.—Л., 1952.
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, М., 1947.
 Власов Н. С. Иннервация движений мочевого пузыря. Дисс. Казань, 1903.
 Гавришина В. Е., Докл. на объедин. засед. Лабор. морфол. Инст. физиол. АН СССР и Кафедры гистол., ЛГУ, 1957.
 (Догель А. С.) A. S. Dogel, Anat. Anz., Bd. II, 1897.
 Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. Медгиз, М.—Л., 1950.
 Закусов С., Тр. СПб. общ. естествоисп., т. 27, 1898.
 Иванов И. Ф., Тр. Татарск. н.-иссл. инст., Казань, 1937.
 Иванова Т. С., Докл. Акад. наук, т. 85, № 4, 1952.
 Иванова Т. С., Докл. Акад. наук, т. 112, № 6, 1957.
 (Колосов Н. Г. и И. Ф. Иванов). N. G. Kolossoff und I. F. Ivanoff, Ztschr. mikr.-anat. Forsch., Bd. 22, 1930.
 Кулькин С. Г. Докл. Акад. наук СССР, 1957.
 Лаврентьев Б. И. Морфология автономной нервной системы. М., 1939.
 Лаврентьев Б. И. Чувствительная иннервация внутренних органов. Сб. под ред. Плечковой, 1948.
 Миславский Н. А. и В. Л. Борман, Неврол. вестн., т. 6, в. 2, 1898.
 Милохин А. А. Афферентная иннервация пищеварительного тракта у некоторых низших позвоночных. Дисс. Л., 1956.
 Орбели Л. А., Тр. II Всесоюз. съезда физиол., Л., 1926.
 Плечкова Е. К. Цит. по: Б. И. Лаврентьев, 1939.
 Победоносцев А. П., Уч. зап. Саратовск. гос. педагогич. инст., в. 16, 1951.
 Разенков И. П., Журн. exper. биол. и медиц., в. 3, 1926.
 Радостина Т. Н. Некоторые вопросы иннервации и васкуляризации кишечника. Автореф. дисс. М., 1954.
 Сергиевский М. В., Тез. докл. Совещ. по пробл. межневрональных связей, 27—29 янв. 1955 г., Л., 1955.
 Слепков Ю. И., Докл. Акад. наук СССР, т. 94, в. 2, 1954.
 Соковнин Н. М., Уч. зап. Казанск. унив., 1877.
 Чилингарян А. М. Некоторые данные по гистохимии и цитоархитектонике нервных сплетений кишечника. Автореф. дисс. М., 1955.
 Шиндин С. М., Докл. на объедин. заседании Лабор. морфол. Инст. физиол. АН СССР и Лабор. гистол. ЛГУ, 1957.

- Cannon, Am. Journ. Physiol., v. 30, 1912.
Jabonero V., Acta Anatom., v. 15, fasc. 1/2, 1952.
Jabonero V., Ztschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 61, H. 3, 1955.
Kölliker A. Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig, 1902.
Kuntz A. The Autonomic nervous system. Phyladelphia, 1953.
Langley J., Brain, v. 26, 1903.
Meyling H. A., Journ. of compar. Neurol., v. 99, 1953.
Meyling H. A., Neurohistologisches Colloquim im Hygiene—Institut der Universität (Wien, 1954), Wien, 1955.
Ranson M. D. The Anatomy of the Nervous system., 1948.
Stöhr Ph., Ztschr. f. mikr. anat. Forsch., 1930.
Stöhr Ph., Ztschr. f. Zellf. 1932.
-

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

**О СТРОЕНИИ АФФЕРЕНТНЫХ СПЛЕТЕНИЙ
В СЕРДЦЕ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ**

А. Я. ХАБАРОВА

(Лаборатория морфологии. Заведующий — Н. Г. Колосов)

Известно, что возникновение сердечных рефлексов обуславливается наличием в стенке сердца афферентных приборов. Чтобы подойти к пониманию роли этих образований в механизме рефлекторного акта, необходимо иметь представление не только об их морфологии, но и об источниках их происхождения, равно как и о ходе нервных волокон в самом сердце.

Изучалось сердце человека (40 случаев) и животных — кошек и козлят (65 наблюдений). Для выяснения природы афферентных сплетений у животных производилась односторонняя перерезка блуждающих нервов на шее (правого или левого — в 38 случаях) и двустороннее удаление спинномозговых узлов (C_8 — T_{1-6} — в 27 случаях). Послеоперационные сроки наблюдений колебались от 24 часов до 6 суток. Изучались предсердия, межпредсердная перегородка и желудочки. Материал фиксировался в 12%-м нейтральном формалине и обрабатывался по методу Бильшовского—Грос.

В результате изучения гистологических препаратов установлено, что в сердце человека афферентные экстракардиальные нервы образуют афферентное сплетение. Афферентные нервные волокна, вступая в сердце, пользуются тем же проводящим шванновским путем, что и вегетативные нервные волокна, и имеют в нем параллельный ход.

Оказалось, что раннее выявление и повышенная аргентофилия являются особым свойством, присущим афферентным нервным волокнам. Особенно резко это свойство проявляется в эксперименте при перерезке соответствующих нервов. Благодаря этому нам удалось изучить не только отдельные афферентные волокна, но одновременно наблюдать и отдифференцировать афферентное нервное сплетение, имеющее место в сердце человека.

В литературе до настоящего времени отсутствуют морфологические данные о качественном различии нервных волокон сердечных сплетений человека. Это положение объясняется тем, что до сих пор не существовало надежного морфологического критерия, позволяющего отличать нервные волокна одного значения от нервных волокон другого значения. Лишь только в последнее время накапливаются данные, позволяющие, не прибегая к эксперименту, отдифференцировать афферентные нервные волокна от вегетативных.

Мы имеем в виду уже указанное свойство афферентных волокон при импрегнации жадно поглощать азотнокислое серебро и благодаря этому

выкрашиваться особенно интенсивно (Nonidez, 1939; Астринский, 1941; Колосов, 1957). Нонидец не без основания ставит эту особенность в связь с особым химическим составом афферентных волокон.

Нами установлено, что афферентное сплетение в сердце человека отличается от вегетативного сплетения степенью импрегнации образующих его афферентных волокон и своим строением.

Многократное ветвление толстых мякотных афферентных нервных волокон, их интенсивная импрегнация делают резко отличным афферент-



Рис. 1. Средний участок афферентного [сплетения в эндокарде правого предсердия человека. Бильшовский—Грос; М. Крауз—Бауш; об. 3, ок. 6.

ное сплетение от рядом лежащих не ветвящихся, бледно импрегнированных волокон вегетативного сплетения. Одновременно нами установлено, что начальный и средний участки афферентного сплетения расположены в стволах вегетативного сердечного сплетения, конечный участок лежит обособленно от него. Первый представляет собой афферентные волокна экстракардиальных нервов, второй — систему их ветвлений на вторичные и третичные афферентные волокна. Третий участок является конечным отделом сплетения и связан с афферентными окончаниями.

Афферентные волокна в указанных отделах афферентного сплетения представлены различно. В начальном отделе они представляют собой неветвящиеся толстые миелиновые волокна, диаметр которых равен 8—10 микронам. Эти волокна не анастомозируют с проходящими рядом с ними вегетативными нервными волокнами. Продолжаясь в эпикардиальном нервном сплетении (средний отдел, рис. 1), афферентные нервные

волокна неоднократно ветвятся по ходу и в местах расхождения вегетативных стволов, причем образуются ветви, ничем не отличающиеся от родоначального волокна. Эти волокна распространяются вместе с вегетативным сплетением по различным слоям и отделам сердца, включая и желудочки, а затем выходят из стволов в окружающую их ткань и образуют в ней концевой отдел.

Концевой отдел лежит свободно в иннервируемой ткани. Он либо представлен отдельными окончаниями, равномерно расположенными в ткани,

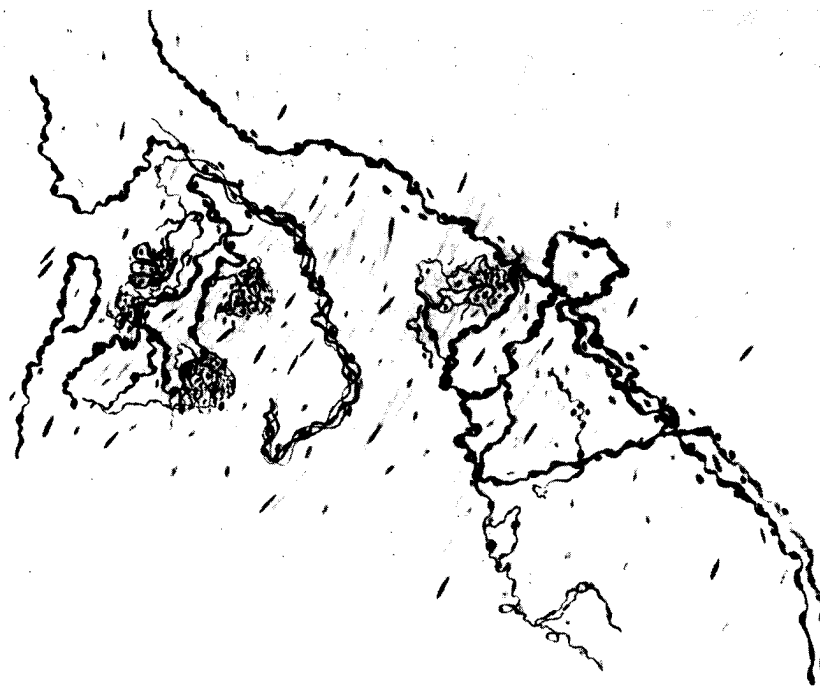


Рис. 2. Концевой участок афферентного сплетения в эндокарде правого предсердия человека. Бильшовский—Грос; МБИ-1, об. 8, ок. 17.

либо образует в определенных местах массивные их скопления — рецепторные поля. Рецепторное поле состоит из многократно ветвящихся и перекрещивающихся между собой толстых афферентных волокон и массы однотипных мелких окончаний. Окончания эти связаны с афферентными волокнами короткими безмякотными коллатеральными и представляют собой компактные кусты. Их многочисленные короткие терминальные веточки лежат близко друг к другу и оплетают своими концевыми пластинками ядра так называемых специальных клеток, являющихся неотъемлемой составной частью этого вида окончаний. В сплетении окончания многочисленны, местами они лежат вплотную друг к другу и переплетаются своими терминалями (рис. 2).

По мере выхода афферентных волокон из рецепторного поля и удаления от него края рецепторного поля разрыхляются, контур их становится менее четким. Афферентные окончания здесь, за пределами ре-

цепторного поля, лежат значительно реже, и многие из них не связаны с волокнами рецепторного поля.

Афферентное сплетение обнаружено во всех слоях и отделах человеческого сердца. При этом более полно оно прослежено в эпикарде и эндокарде и менее полно в миокарде. В каждом слое указанное сплетение распределяется более или менее равномерно, но большая густота его соответствует нервно-узловым полям Воробьева. Нам удалось выяснить, что наибольшей мощности чувствительное сплетение, а вместе с ним и рецепторные поля, достигает в области передне-верхней, передне-боковой и задней стенок правого предсердия, в устьях верхней и нижней полых вен, задне-боковой стенки левого предсердия, в местах, окружающих легочные вены, и в межпредсердной перегородке. По мнению большинства исследователей, здесь находятся особые рефлексогенные зоны, играющие немаловажную роль в возникновении сердечных рефлексов (Nonidez, 1939; Долго-Сабуров, 1949; Червова, 1950; Куприянов, 1950, 1954; Хабарова, 1952; Киселева, 1955).

Из анализа литературных данных ясно, что исследователи, посвятившие свои труды изучению афферентной иннервации сердца, описали только третий — концевой участок афферентного сплетения сердца, с его нервными волокнами и концевыми приборами. Этот участок получил различные названия, в зависимости от того, насколько полно его удавалось наблюдать. Концевой участок афферентного сплетения, выявленный более или менее полно некоторыми из авторов, называется афферентным сплетением сердца; другими он именуется рецепторным полем; третьи, получившие его менее полно, описывают его как отдельные афферентные окончания (Тимофеев, 1896; Догель, 1898; Лаврентьев, 1929; Плечкова, 1940; Выропаев, 1940; Прозорова, 1953; Киселева, 1955, и др.). Начальный и средний участки афферентного сплетения сердца человека совершенно выпали из поля зрения исследователей и остались до сих пор не изученными. Поэтому не ясна была связь афферентных экстракардиальных нервов с концевыми афферентными приборами и взаимоотношение афферентных нервных волокон с вегетативными нервными волокнами.

В связи с изложенным можно отметить, что обнаруженное нами афферентное сплетение в сердце человека является новым дополнением к известным уже данным об афферентной иннервации сердца. Важно, что из общего сердечного сплетения удалось выделить чисто афферентное сплетение и показать разницу в его строении в сравнении с вегетативным сердечным сплетением. Одновременно этот факт дает ответ на вопрос о том, как объяснить несоответствие толщины чувствительных экстракардиальных нервов (относительно тонких) с огромной массой чувствительных окончаний, наблюдаемых в сердечной стенке. Полученные данные указывают на то, что каждое афферентное волокно, пришедшее в сердце, не заканчивается одним концевым аппаратом, а своими многочисленными ветвлениями образует сложную систему ветвей с большим числом концевых приборов. Таким образом, каждое разветвленное волокно афферентного сплетения представляет собой поливалентный рецептор, обслуживает значительную территорию и снабжает ее различные ткани своими концевыми аппаратами.

Поливалентные рецепторные окончания в сердце описаны различными авторами (Выропаев, 1940; Плечкова, 1940; Червова, 1950; Хабарова, 1952; Киселева, 1955), так же как многими исследователями они описаны в других органах. Н. Г. Колосов придает этому факту большое значение

и, на наш взгляд, не без основания считает поливалентные окончания если не единственной, то широко распространенной формой иннервации.

В связи с этим очевидно, что поливалентная форма чувствительных окончаний имеет колоссальное значение в физиологических реакциях и, нужно полагать, играет немалую роль в этих процессах. В отношении физиологического значения указанных структур определенно сказать что-либо трудно. Тем не менее мы с полной определенностью можем заключить, что импульсы, полученные многочисленными афферентными окончаниями данного волокна по многим его ветвям, поступают в одно афферентное волокно и уже по нему центростремительно следуют в составе чувствительного сердечного нерва. Несомненно и то, что концевые аппараты поливалентного окончания несут в афферентное волокно различные импульсы, полученные ими от различных тканей. В отношении деталей физиологии указанных структур интересно было бы прибегнуть к специальным физиологическим исследованиям.

Наряду с описанными выше компактными окончаниями в сердце человека встречаются диффузные окончания. Диффузные окончания не связаны с вышеописанными рецепторными полями, хотя встречаются в тех же слоях и отделах сердца (особенно в соединительной ткани последних), что и компактные окончания. Диффузные окончания располагаются в ткани равномерно, не образуют скоплений — полей. Происходят эти окончания от тонких миелиновых нервных волокон, толщина которых равна 4—4.5 микронам. Приводящее волокно, образующее окончание, скупо ветвится, возникают длинные терминальные ветви, которые заканчиваются нежнейшими колечками. Колечки лежат свободно в иннервируемой ткани. В отличие от компактных диффузные окончания занимают обширную территорию.

Сопоставляя полученные нами факты в отношении диффузных окончаний с литературными данными, мы должны сказать, что последние наблюдались А. Я. Хабаровой (1952) и А. Ф. Киселевой (1955) в сердце человека и отмечены ими для всех слоев сердечной стенки.

Из сравнительно-гистологических и онтогенетических исследований о строении афферентных окончаний вытекает вывод о том, что диффузные окончания являются наиболее ранними в филогенетическом отношении и менее дифференцированными образованиями в сравнении с компактными окончаниями. Компактные окончания (кустики, клубочки) появляются в филогенезе позднее диффузных окончаний и представляются более дифференцированными, чем первые. Дифференцировка компактных окончаний идет по пути усложнения в организации самого окончания (многократность ветвлений, появление концевых пластинок, специальных клеток), уменьшения площади, занимаемой окончанием, и приобретения более точной локализации области раздражения (Победоносцев, 1951, 1955; Милохин, 1953, 1956; Колосова, 1953; Ливен, 1957). Различие в строении диффузных и компактных окончаний чувствительных аппаратов в сердце человека наводит на мысль о различном их происхождении. Это предположение оказывается тем более вероятным, что чувствительная иннервация сердца осуществляется за счет двух источников: с одной стороны — за счет дендритов чувствительных клеток *g. jugulare* и *g. nodosum*, с другой — за счет дендритов спинальных узлов соответствующих сегментов спинного мозга.

Экспериментальными исследованиями, проведенными нами на животных, выяснено, что диффузные нервные окончания принадлежат спинальным афферентным проводникам. Компактные окончания имеют двоякое

происхождение. Одна часть их принадлежит также спинальным афферентным проводникам, другая имеет бульбарное происхождение.

Экспериментальный анализ нервных сплетений сердца животных подтвердил полностью наши наблюдения относительно наличия в сердце человека афферентного сплетения. В сердце животных обнаружены афферентные первичные сплетения, которые дегенерировали при перерезке соответствующих экстракардиальных нервов. Выяснено, что одно из сплетений принадлежит чувствительным волокнам бульбарного типа, другие

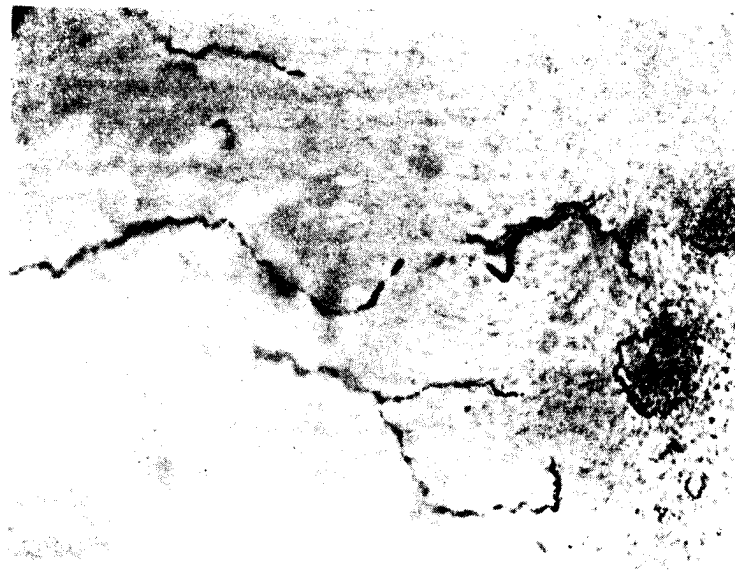


Рис. 3. Дегенерация конечного участка афферентного сплетения бульбарного типа в эндокарде левого предсердия кошки через 72 часа после перерезки правого блуждающего нерва. Бильшовский—Грос.

два возникают за счет афферентных волокон спинального типа. Указанные сплетения имеют много общих черт в своем строении, точно так же обнаруживают большое сходство с афферентным сплетением, выявленным нами в сердце человека.

Общим в строении афферентных сплетений сердца человека и животных являются: во-первых — характер взаимоотношения афферентных сплетений с вегетативным сплетением, которым афферентные волокна пользуются как проводящим путем для своего распространения по различным областям сердца; во-вторых — обособленность конечного аппарата афферентных сплетений от вегетативного сплетения; в-третьих — аналогия в топографии афферентных сплетений и окончаний.

Наряду с определенным сходством в строении сплетений нетрудно отметить и существенную разницу, особенно между афферентными сплетениями в сердце животных. Прежде всего она заключается в том, что афферентные сплетения животных образуются различными афферентными нервами. Афферентное сплетение бульбарного типа образовано разветвлением в сердце дендритов нервных клеток *g. jugulare* и *g. nodo-*



Рис. 4. Дегенерация нервных волокон концевой участка 1-го афферентного сплетения спинального типа в эндокарде правого предсердия кошки через 45 часов после удаления 3—5 пар грудных спинномозговых узлов. Бильшовский—Грос.



Рис. 5. Дегенерация чувствительных окончаний концевой участка 1-го афферентного сплетения спинального типа в эндокарде левого предсердия кошки через 45 часов после удаления 3—5 пар грудных спинномозговых узлов. Бильшовский—Грос.

sum, афферентные сплетения спинального типа возникают за счет дендритов спинномозговых клеток 8-го шейного и первых шести пар грудных сегментов спинного мозга. При перерезке блуждающих нервов дегенерирует одно сплетение — афферентное сплетение бульбарного типа (рис. 3). При удалении соответствующих спинномозговых узлов (C_8-T_{1-6}) наблюдается дегенерация двух спинальных афферентных сплетений. Второй отличительной чертой в строении рассматриваемых сплетений является то, что в строении афферентного сплетения бульбарного типа участвуют только толстые миелиновые волокна, в то время как сплетения спиналь-

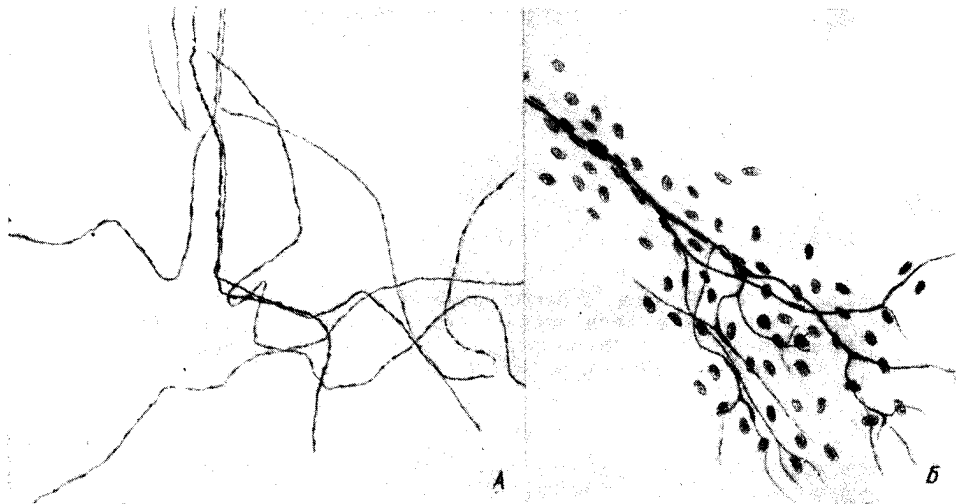


Рис. 6. Строение нервных волокон и окончаний конечного участка 2-го афферентного сплетения спинального типа в эндокарде левого предсердия кошки. Бильшовский—Грос; МБИ-1, об. 8, ок. 10 (А); об. 40, ок. 10 (Б).

ного типа образуются двумя видами афферентных волокон — толстыми и тонкими. Поэтому волокна спинального типа образуют в сердце два однозначных по происхождению, но отличных по строению афферентных сплетений. Отличия эти заключаются в том, что первое из сплетений образует рецепторные поля, концевые аппараты которого являются мелкими компактными окончаниями, связанными со специальными клетками. Указанное сплетение аналогично в своем строении сплетению бульбарного типа (рис. 4 и 5). Второе сплетение не образует рецепторных полей. Афферентные окончания его довольно крупные и принадлежат к диффузным чувствительным аппаратам. Эти особенности строения резко отличают данное сплетение от описанного выше спинального сплетения, а также и от сплетения бульбарного типа (рис. 6).

Сопоставляя экспериментальные данные с данными, полученными при изучении человеческого сердца, нужно указать, что в последнем мы обнаружили афферентное сплетение, которое по своему строению аналогично афферентному сплетению бульбарного типа и одному из сплетений спинального типа, а именно тому, которое образуется толстыми нервными волокнами. Описанные в сердце человека отдельные диффузные афферентные окончания своим строением напоминают концевые приборы, выявленные при дегенерации другого спинального сплетения, возникающего

за счет тонких миелиновых волокон. Распределение и местоположение афферентных сплетений в сердце животных ничем не отличается от такового в человеческом сердце.

Обнаруженное сходство в строении и топографии афферентных сплетений и окончаний в сердце животных и в сердце человека дает право думать, что и природа их будет тождественна.

ЛИТЕРАТУРА

- Астринский С. Д., Бюлл. эксп. биол. и медик., 11—12, 1941.
 Выропаев Л. Н., Арх. биол. наук, № 57, в. 1, 1940.
 (Догель А. С.) A. S. Dogel, Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl., Bd. 52, 1898.
 Долго-Сабуров Б. А., сб. «Вопросы морфологии», М., 1949.
 Киселева А. Ф. Изменения интрамуральных нервных элементов сердца при гипертонической болезни. Дисс. Киев, 1955.
 Колосов Н. Г., Пробл. физиол. центр. нервн. сист., Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.
 Колосова С. И., сб. «Вопросы морфологии», № 2, Изд. АМН СССР, М., 1953.
 Куприянов В. В., Матер. к экспер. морфол. сосуд. рецент., Л., 1954.
 Куприянов В. В., Тр. Военн.-морск. мед. акад., т. 24, 1950.
 (Лаврентьев Б. И.) B. I. Lavrentiev, Ztschr. f. mikr. Anat. Forsch., Bd. 16, H. 3—4, 1929.
 Ливен А. Н. Исследование нервного аппарата пищевода человека и некоторых позвоночных. Дисс. Л., 1957.
 Милохин А. А., сб. «Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы», АН СССР, М.—Л., 1953.
 Милохин А. А. Афферентная иннервация пищеварительного тракта у некоторых низших позвоночных. Дисс. Л., 1956.
 Плечкова Е. К. Рецепторы миокарда и коронарных сосудов. Дисс. М., 1940.
 Победоносцев А. П., Уч. зап. Саратовск. гос. педагогич. инст., в. 16, 1951.
 Победоносцев А. П., Уч. зап. Саратовск. гос. педагогич. инст., в. 19, 1955.
 Прозорова Е. И. Морфология нервного аппарата сердца эмбрионов человека. Дисс. Сталинград, 1953.
 Тимофеев Д. А. Об окончаниях нервов в мужских половых органах млекопитающих и человека. Казань, 1896.
 Хабарова А. Я., Арх. анат. гистол. и эмбриол., № 3, 1952.
 Червова И. А. Иннервация правого предсердия. Дисс. М., 1950.
 Nonidez I. F., The Amer. Journ. of Anat., v. 65, № 3, 1939.

Х Р О Н И К А

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

ДИССЕРТАЦИИ, ЗАЩИЩЕННЫЕ СОТРУДНИКАМИ,
ДОКТОРАНТАМИ И АСПИРАНТАМИ ИНСТИТУТА
ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА АН СССР в 1958 г.

Диссертации на ученую степень доктора наук

33) Л. Б. Айзінбуда с. Особенности некоторых вегетативных и защитных реакций у сельскохозяйственных животных в связи с индивидуальными различиями их высшей нервной деятельности. Из Лаборатории физиологии сельскохозяйственных животных (зав. — проф. И. А. Барышников). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 7 февраля 1958 г.

34) А. П. Костин. Физиологические исследования приспособления крупного рогатого скота к факторам среды в равнинных и горных условиях. Из Лаборатории экологической физиологии (зав. — проф. А. Д. Слоим). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 23 мая 1958 г.

35) А. Я. Хабарова. Аfferентная иннервация сердца. Из Лаборатории морфологии (зав. — чл.-корр. АН СССР Н. Г. Колосов). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 27 июня 1958 г.

36) И. А. Рокотова. Нервные механизмы «произвольных движений». Из лаборатории неврофизиологических проблем (зав. — акад. К. М. Быков). Защита состоялась в Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова 24 октября 1958 г.

Диссертации на ученую степень кандидата наук

131) Е. П. Кок. Исследование отвлечений и обобщений у больных с афазией. Из Сектора неврозов и органических заболеваний (зав. — проф. Н. А. Крышова). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 14 февраля 1958 г.

132) В. А. Минкина. Влияние пищевых рационов с различным количеством белка на высшую нервную деятельность мышей. Из Лаборатории экспериментальной генетики высшей нервной деятельности (зав. — д-р биол. наук В. К. Красуский). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 14 февраля 1958 г.

133) Х. Дюсембин. Рефлекторное торможение молокоотдачи. Из Лаборатории физиологии сельскохозяйственных животных (зав. — проф. И. А. Барышников). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 21 февраля 1958 г.

134) К. Б. Личкус. Характер интероцептивных условных рефлексов с малой и большой кривизны желудка до и после экстирпации премоторных зон коры больших полушарий головного мозга. Из Лаборатории интероцептивных условных рефлексов (зав. — проф. Э. Ш. Айрапетьянц). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 14 марта 1958 г.

135) Е. П. Дегтярь. Влияние множественных стереотипов раздражителей на высшую нервную деятельность ребенка. Из Лаборатории неврофизиологических проблем (зав. — акад. К. М. Быков). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 9 мая 1958 г.

136) О. Н. Савченко. Обмен некоторых фосфорных соединений в переживающем мозгу животных. Из Лаборатории биохимии нервной системы (зав. — чл.-корр. АМН СССР Г. Е. Владимиров). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 9 мая 1958 г.

137) Т. Е. Колосова. Иррадиация и концентрация нервных процессов в каждом анализаторе у собак разного типа нервной системы. Из Лаборатории эксперимен-

тальной генетики высшей нервной деятельности (зав. — д-р биол. наук В. К. Красуский). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 6 июня 1958 г.

138) А. П. Боргест. Материалы к изучению условнорефлекторных связей у детей. Из Лаборатории высшей нервной деятельности ребенка (зав. — действ. член АМН СССР Н. И. Красногорский). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 11 июня 1958 г.

139) Л. К. Данилова. Динамика коркового переключения после снйбокс. Из Лаборатории физиологии и патологии высшей нервной деятельности (зав. — проф. Ф. П. Майоров). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 13 июня 1958 г.

140) Н. А. Пикитина. Изучение безусловных и условных рефлексов у гусениц-шелкопрядов. Из Лаборатории физиологии низших животных (зав. — проф. М. Е. Лобашев). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 13 июня 1958 г.

141) Л. Ю. Шлюй. Изучение некоторых сторон деятельности внутренних анализаторов методом условных рефлексов и электроэнцефалографии. Из Лаборатории интероцентивных условных рефлексов (зав. — проф. Э. Ш. Айрапетянц). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 18 июня 1958 г.

142) В. В. Ономаренко. Изучение свойств высшей нервной деятельности у кур разных пород. Из Лаборатории физиологии низших животных (зав. — проф. М. Е. Лобашев). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 20 июня 1958 г.

143) М. Н. Баранов. Обмен некоторых фосфорных соединений в различных слоях головного мозга. Из Лаборатории биохимии нервной системы (зав. — чл.-корр. АМН СССР Г. Е. Владимиров). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 20 июня 1958 г.

144) Р. И. Волкова. Влияние температуры на обмен лабильных фосфорных соединений в мозгу холоднокровных. Из Лаборатории сравнительной биохимии (зав. — чл.-корр. АН СССР Е. М. Крекс). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 27 июня 1958 г.

145) Л. И. Осадчий. Участие интероцентивного компонента в механизме эффектов внутрисосудистых введений хлористого натрия. Из Лаборатории физиологии кровообращения и дыхания (зав. — проф. Г. П. Конради). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 8 октября 1958 г.

146) В. Ю. Ермолаева. Изменения проницаемости капилляров кожи при нарушении высшей нервной деятельности. Из Лаборатории кортико-висцеральной патологии (зав. — проф. И. Т. Курцин). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 10 октября 1958 г.

147) Р. Ахмедов. О терморегуляции у высокопродуктивных коров при различных температурных условиях содержания. Из Лаборатории физиологии сельскохозяйственных животных (зав. — проф. И. А. Барышников). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 10 октября 1958 г.

148) Н. А. Емельянов. К анализу физиологических механизмов, участвующих в изменениях функций нервной системы в условиях инсулиновой гипогликемии. Из Лаборатории физиологии желез внутренней секреции (зав. — чл.-корр. АМН СССР Е. Н. Сперанская). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 17 октября 1958 г.

149) Л. Н. Буловская. Некоторые процессы ацетилирования в организме человека в норме и при ряде заболеваний нервной системы. Из Группы по изучению вопросов биохимии питания (зав. — проф. А. М. Петрунькина). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 17 октября 1958 г.

150) Р. Ю. Касимов. Условные и безусловные рефлексы у некоторых видов осетровых рыб. Из Лаборатории физиологии низших животных (зав. — проф. М. Е. Лобашев). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 24 октября 1958 г.

151) Д. Г. Попович. Роль нервной системы в регуляции двигательной функции молочной железы. Из Лаборатории физиологии сельскохозяйственных животных (зав. — проф. И. А. Барышников). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 28 октября 1958 г.

152) К. Зелинский. Некоторые особенности физиологии развития кур различной скороспелости. Из Лаборатории физиологии сельскохозяйственных животных (зав. — проф. И. А. Барышников). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 28 октября 1958 г.

153) Д. Домьян. Фосфомоноэстеразы мозга в филогенетическом ряду позвоночных. Из Лаборатории сравнительной биохимии (зав. — чл.-корр. АН СССР

Е. М. Крепе). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 4 ноября 1958 г.

154) Ю. Л. П и н е с. Электрофизиологическая характеристика афферентной и эфферентной импульсации в нервах почки. Из Лаборатории электрофизиологии (зав. — В. Е. Делов). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 4 ноября 1958 г.

155) Е. Я. В о й т и н с к и й. Исследование точности «абсолютного» различения частоты звуковых сигналов у человека. Из Лаборатории физиологии слухового анализатора (зав. — проф. Г. В. Гершун). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 12 ноября 1958 г.

156) Д. А. Р а ш е в с к а я. Исследование ориентировочных рефлексов на дыхание и газообмен при раздражении обонятельного анализатора. Из Лаборатории экологической физиологии (зав. — проф. А. Д. Слоим). Защита состоялась в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР 17 декабря 1958 г.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА, т. VIII, 1959

РАБОТЫ СОТРУДНИКОВ ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ
им. И. П. ПАВЛОВА АН СССР, ОПУБЛИКОВАННЫЕ в 1958 г.

Лаборатория физиологии и патологии высшей нервной деятельности

А н д р е е в Б. В. Динамика словесных реакций в ассоциативном эксперименте при лечении сном больных неврозами. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

А н д р е е в Б. В. Изменение сосудистых реакций у больных неврозами при лечении сном. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Г р и г о р ь я н Р. А. О неодинаковом влиянии алкоголя на формы условного и безусловного торможения. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Г у с е в а Е. Г. К сравнительной характеристике экспериментальных неврозов, полученных с помощью пищевой и электрооборонительной методик. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Д а н и л о в а Л. К. Динамика коркового переключения после сшибок. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Д а н и л о в а Л. К. Динамика коркового переключения после сшибок. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Д а н и л о в а Л. К. Изменения кровяного давления у собак в опытах с условными пищевыми рефлексамн на ток. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Д а н и л о в а Л. К. Изменения кровяного давления у собак при экспериментальном неврозе. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Д а н и л о в а Л. К. К вопросу о динамике коркового переключения оборонительного рефлекса в пищевой условный рефлекс. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 5.

Д а н и л о в а Л. К. Нарушение условного пищевого рефлекса на электрический ток после сшибок. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 6.

Д е н и с о в а А. С. О динамике возбуждательного процесса при действии ослабленного раздражителя. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

З е в а л ь д Л. О. Влияние длительного введения больших доз витамина D на условнорефлекторную деятельность. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 10.

К о р о т к и й И. И. и Я. М. Краевский. Исследование высшей нервной деятельности больных с поражением головного мозга, леченных сном. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

К о р о т к и й И. И. и Т. В. Плешкова. О трудности выработки некоторых форм условного торможения у больных неврозами с фобическим синдромом. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

К о р о т к и й И. И. и М. М. Сусл ова. Исследование внушенного в гипнозе условного торможения на известные и неизвестные по смыслу слова-раздражители. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 6.

К о р о т к и й И. И. и М. М. Сусл ова. К физиологическому анализу нервного механизма действия внушения в гипнозе. Сб. «Вопросы психотерапии», Медгиз, М.

Короткий Н. И. и М. М. Суслова. Материалы к физиологическому исследованию внушаемости. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Маренина А. И. Электрофизиологическое исследование естественного и гипнотического сна у человека. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Плешкова Т. В. Условные следовые тормоза при истерическом неврозе. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Соколова Г. С. Следовые условные мигательные рефлексы у людей здоровых и больных неврозами. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Соколова Г. С. Условные следовые мигательные рефлексы у невротиков с депрессивным синдромом. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Суслова М. М. Исследование внушенных возрастов в гипнозе. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Фирсов Л. А. Изменение электрической активности мозжечка при интероцептивном раздражении желудка и мочевого пузыря. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 1.

Фирсов Л. А. Следовые условные рефлексы у шимпанзе. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Харченко П. Д. Об основных свойствах запаздывательного торможения. Наук. зап. Київськ. держ. унів., т. XVI, в. XVII (Физиолог. сборн., № 10).

Шустин Н. А. Изменение безусловных рефлексов после двустороннего удаления лобных долей у собак. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Шустин Н. А. К проблеме изучения функции лобных долей больших полушарий головного мозга. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 11.

Шустин Н. А. О нарушении и восстановлении некоторых функций после удаления лобных долей больших полушарий. Конфер. по пробл. компенсаторных приспособлений, Тез. докл., М.

Шустин Н. А. О патологической инертности процесса возбуждения в двигательном анализаторе после удаления лобных долей больших полушарий. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 2.

Лаборатория электрофизиологии

Адамович Н. А. Влияние афферентных импульсов с мочевого пузыря на электрическую активность коры головного мозга. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Адамович Н. А. Интероцептивные влияния с мочевого пузыря на корковые электрические реакции при экстероцептивных раздражениях. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Адамович Н. А. Электрофизиологическое исследование афферентных связей щитовидной железы с центральной нервной системой. Бюлл. экспер. биол. и мед. диц., т. XLVI, № 10.

Замятин О. Н. Влияние афферентных импульсов с желудочно-кишечного аппарата на биоэлектрическую активность коры головного мозга. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Замятин О. Н. Интероцептивные влияния с желудочно-кишечного аппарата на корковые электрические реакции при экстероцептивных раздражениях. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Петрова Е. Г. Электрофизиологический анализ влияния усиливающего нерва на сердце. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН СССР и Инст. физиол. АН СССР им. И. П. Павлова, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

Пинес Ю. Л. Характеристика афферентной импульсации в нервах почки. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Пинес Ю. Л. Электрофизиологическая характеристика афферентной и эфферентной импульсации в нервах почки. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Сыса Ю. М. и Е. Г. Петрова. О влиянии функциональных сдвигов в нервной системе на эффект «ускользания» сердца. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН СССР и Инст. физиол. АН СССР им. И. П. Павлова, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

Лаборатория физиологии зрительного анализатора

Глезер В. Д. О порогах конвергенции. Пробл. физиол. оптики, т. 12, Изд. АН СССР, М.—Л.

Глезер В. Д., В. Х. Гуревич и Л. И. Леушина. Об электрических ответах в теменной области собак на световой и звуковой раздражители (хронические опыты). Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 9.

Гуревич В. Х. К вопросу об условнорефлекторном формировании фиксации и глазных движений. Пробл. физиол. оптики, т. 12, Изд. АН СССР, М.—Л.

Гуревич В. Х. Проприоцептивный контроль условного глазодвигательного рефлекса фиксации у человека и некоторые вопросы теории условных двигательных рефлексов. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Загоруйко Л. Т. О сложнорефлекторной природе единства функций фоторецепторной и кинестетической структур зрительного анализатора. Пробл. физиол. оптики, т. 12, Изд. АН СССР, М.—Л.

Загоруйко Л. Т., Т. М. Загоруйко и Н. А. Мушкина. О роли физиологических процессов в сетчатке и в коре головного мозга в формировании следовых ощущений у человека. Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 4.

Загоруйко Т. М. Электрофизиологическое изучение деятельности зрительного анализатора лягушки. Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 10.

Леушина Л. И. О роли движений глаз при дифференцировании формы и расстояний на плоскости. Пробл. физиол. оптики, т. 12, Изд. АН СССР, М.—Л.

Лаборатория общей нервно-мышечной физиологии

Васильев Л. Л. Возбудимость. Больш. мед. энциклопедия, т. V.

Васильев Л. Л. Возбуждение. Больш. мед. энциклопедия, т. V.

Васильев Л. Л. Опыт количественной оценки адаптации нерва к парабактерицирующему действию катода постоянного тока. Наук. зап. Київськ. держ. унів., т. XVI, в. XVII (Физиол. сборн., № 10).

Васильев Л. Л. и З. А. Сосновская. Рефлекторное восстановление деятельности парабактерицированного сердца. Сб. «Современные вопросы неврологии в физиологии и патологии» (Сб. научн. работ, посвящ. 70-летию со дня рожд. акад. А. Д. Сперанского), М.

Гришина К. Ф. Значения некоторых методических условий в реакции тканей на местное действие сантиметровых волн. Биофизика, т. III, в. 3.

Предтеченская К. С. О влиянии центров головного мозга на состояние парабактерициза в спинном мозгу. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конф. молод. научн. работ. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Романов С. П. Реактивные изменения структуры протоплазмы нервных клеток. Тез. докл. VI Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриол., Харьков.

Скоробогатова А. М. Влияние аэроионов на организм человека. Вестн. Акад. наук СССР, год изд. XXVIII, № 12.

Фигурин К. С. Влияние поляризации центров головного и спинного мозга на спинномозговые рефлексы. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы», (Тр. конф. молод. научн. работ. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Лаборатория физиологии слухового анализатора

Авакян Р. В., Г. В. Гершун и Ю. А. Клаас. Метод комплекса реакций и его значение для измерения слуха у человека в норме и патологии. V съезд оториноларингологов СССР (Тез. докл.), Медгиз, [Л.].

Войтинский Е. Я. Исследование точности «абсолютного» различения частоты звуковых сигналов у человека. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Гершун Г. В. О регуляции деятельности биологических анализаторов. Сб. «Проблемы эволюции физиологических функций» (Сб., посвящ. 75-летию акад. Л. А. Орбели), Изд. АН СССР, М.—Л.

Гершун Г. В. О связи чувствительности анализатора с характером осуществляемых реакций у человека. Пробл. физиол. оптики, т. 12, Изд. АН СССР, М.—Л.

Гершун Г. В. Перспективы исследования нервной импульсации слухового прибора в естественных условиях существования организма. V съезд оториноларингологов СССР (Тез. докл.), Медгиз, [Л.].

Кожевников В. А. Некоторые технические приемы обнаружения слабых электрических ответов мозга. Конфер. по примен. радиоэлектроники в медиц. и биол., Тез. докл., М.

Кожевников В. А. О приемах оценки объема информации, получаемой при электроэнцефалографических наблюдениях. Конфер. по вопр. электрофизиол. центр. нервн. сист., Тез. докл., М.

Кожевников В. А. Фотоэлектрический метод выделения слабых электрических ответов мозга (обнаружение, определение средней формы и вариабельности ответов). Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 9.

(Кожевников В. А.) V. A. Kozhevnikov. Some methods of automatic measurement of the electroencephalogram. EEG a. Clin. Neurophysiol., vol. 10, № 2.

Марусева А. М. К физиологическому анализу внимания при исследовании слуха. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Радиопова Е. А. Исследование электрических ответов периферического отдела звукового анализатора в условиях осуществления высшей нервной деятельности. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Радиопова Е. А. Исследование электрических потенциалов периферического отдела звукового анализатора в хронических условиях. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 9.

Радиопова Е. А. Электрофизиологическое исследование деятельности периферического отдела звукового анализатора некоторых птиц (кур) в условиях хронического эксперимента. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Сагал А. А. К вопросу об использовании теории информации для количественного изучения высшей нервной деятельности. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

Чистович Л. А. Временные характеристики слуха. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Чистович Л. А. О временном анализе частоты звука слуховой системой. Сб. «Борьба с шумами и действие шума на организм», в. 2 (Исследование шумов и борьба с ними), ЛИОТ, Л.

Чистович Л. А. О некоторых вопросах, связанных с моделированием процесса распознавания звуковых сигналов. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Чистович Л. А. Применение статистических методов к определению фонетической принадлежности индивидуального гласного звука. Сб. «Вопросы статистики речи» (Материалы совещания), Изд. ЛГУ, [Л.].

Лаборатория высшей нервной деятельности ребенка

Алякринский В. В. К вопросу о становлении звуков речи у детей. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Алякринский В. В. Образование и свойства тормозных условных рефлексов первого и второго порядка у детей. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Боргест А. П. Материалы к изучению условнорефлекторных связей у детей. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Боргест А. П. Некоторые данные о свойствах условнорефлекторных связей у детей. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Корнеев Г. Я. Изменение возбудимости в коре головного мозга у детей. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Корнеев Г. Я. Образование условных рефлексов и дифференцировок на оптические цифровые раздражители. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Красногорский Н. И. Высшая нервная деятельность ребенка. Медгиз, Л.

Красногорский Н. И. Отвлечение и обобщение как основные физиологические функции детского головного мозга. Вестн. Акад. медиц. наук СССР, № 4.

Хальфина Е. Н. Попытка разработки новой методики лечения заикания у детей школьного возраста. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Лаборатория биохимии нервной системы

Б а р а н о в М. И. Обмен некоторых фосфорных соединений в различных слоях головного мозга. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Б а р а н о в М. И. Обмен некоторых фосфорных соединений в различных слоях коры больших полушарий белых крыс. Докл. Акад. наук СССР, т. 118, № 5.

В л а д и м и р о в Г. Е. Об обновлении аминокислотного состава белков головного мозга. Тр. Всесоюз. научно-техн. конф. по примен. радиоакт. и стабильн. изотопов и излучений в нар. хоз. и науке. Изучение животного организма. Рыбное хозяйство. Пищевая промышленность. Изд. АН СССР, М.

С а в ч е н к о О. Н. Обмен некоторых фосфорных соединений в переживающем мозгу животных. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

С а в ч е н к о О. Н. Углеводно-фосфорный обмен мозга при гипотермии и гипоксии. Вопр. мед. химии, т. IV, в. 2.

Лаборатория неврофизиологических проблем

Б ы к о в К. М. Избр. произв., т. III (Вопр. корт.-висцер. физиол. и патол. Вопр. нейро-гумор. регул. Физиол. и патол. пищев.), Медгиз, М.

Б ы к о в К. М. Изменения газообмена под влиянием дистантных сигнальных раздражителей. Сб. «Некоторые вопросы физиологии, клиники и морфологии», Куйбышев.

(Б ы к о в К. М.) К. М. В у к о в. La corteccia cerebrale e gli organi interni. Milano.

Г о р б у н о в а И. М. и Н. А. Р о к о т о в а. Условные рефлексы у собак при местном бета-облучении ограниченных участков кожи или слизистой. Докл. Акад. наук СССР, т. 120, № 4.

Д е г т я р ь Е. И. Влияние множественных стереотипов раздражителей на высшую нервную деятельность ребенка. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

З а м е н с к а я А. Н. О физиологических механизмах процесса обобщения у детей. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

К о л ь ц о в а М. М. Изучение физиологических механизмов развития речи у ребенка. Тез. докл. Всесоюз. научно-практич. конф. по воспит. детей в яслях и домах ребенка, М.

К о л ь ц о в а М. М. О формировании высшей нервной деятельности ребенка. Медгиз, Л.

К р а т и н Ю. Г. Действие «индифферентных» раздражителей и динамика развития ориентировочной реакции по электроэнцефалографическим показателям активности мозга человека. Конфер. по вопр. электрофизиол. центр. нервн. сист., Тез. докл., М.

К р а т и н Ю. Г. Развивать советскую электрофизиологию. Медицинский работник, № 77 (1721), 26 сентября 1958 г.

О л ь н и н с к а я Р. П. Безусловно- и условнорефлекторные изменения газообмена у животных в связи со свойствами нервной системы. Материалы I Конфер. физиол., биохим. и фармакол. Ср. Азии и Казахстана, Изд. АН УзССР, Ташкент.

П а р о л л а Д. И. Методика непрерывной регистрации кровотока в мозгу в остром и хроническом опыте. Бюлл. экспер. биол. и мед. т. XLVI, № 11.

П а р о л л а Д. И. Методика непрерывной регистрации температуры и локального кровотока в мозгу в остром и хроническом опыте. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конф. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

П а р о л л а Д. И. Регистрация температуры, локального кровотока в мозгу и влияние увеличения концентрации углекислоты во вдыхаемом воздухе на мозговой кровоток. 8-я научн. конф. молодых ученых нейрохирургов г. Ленинграда, Доклады, Л.

П а р о л л а Д. И. Регистрация температуры отдельных точек коры головного мозга у собак. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 3.

П а р о л л а Д. И. Термоэлектрографическое исследование некоторых реакций сосудов головного мозга в остром и хроническом опыте. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Р о к о т о в а И. А. и И. М. Г о р б у н о в а. О рефлексорных изменениях моторики тонкого кишечника при воздействии на его слизистую химических раздражителей и бета-лучей. Докл. Акад. наук СССР, т. 119, № 5.

Рокотова Н. А. и И. М. Горбунова. Рефлекторные реакции при действии β -излучения на рецепторы кожи и слизистой. Вторая научн. конфер., посвящ. вопросам влияния ионизир. излучения на высш. отделы центр. нервн. сист., Тез. докл., М.

Томка И. Изучение развития условных связей на звуки речи у детей раннего возраста. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Шевелева В. С. Изменения функций симпатико-адреналовой системы при раке желудка. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Шевелева В. С. Соотношение процессов возбуждения и торможения в различных отделах нервной системы при раздражениях афферентных нервов. Конфер. по вопр. электрофизиол. центр. нервн. сист., Тез. докл., М.

Шевелева В. С. Соотношение процессов возбуждения и торможения в различных отделах нервной системы при раздражении афферентных нервов и экстеро- и интерорецепторов. Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 9.

Лаборатория морфологии

Гилинский Е. Я. Материалы по морфологии рецепторного аппарата желудка позвоночных. (Сравнительно-морфологическое исследование). Изд. АН СССР, М.—Л.

Гилинский Е. Я. Сравнительно-гистологическое исследование рецепторного аппарата желудка позвоночных и его онтогенетическое развитие у человека. Тез. докл. VI Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол., Харьков.

Зорина А. А. Афферентная иннервация матки и влагалища. Тез. докл. VI Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол., Харьков.

Ионтов А. С. Значение клеток Гольджи (зернистого слоя) в системе межнейронных связей коры мозжечка. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. XXXV, в. 6.

Ионтов А. С. Синапсы коры мозжечка. Тез. докл. VI Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол., Харьков.

Колосов Н. Г. Афферентная иннервация тонкой кишки человека. Наук. зап. Київськ. держ. унів., т. XVI, в. XVII (Физиол. сборн. № 10).

Колосов Н. Г. Венский коллоквиум неврогистологов. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. XXXV, в. 2.

Колосов Н. Г. Дальнейшие наблюдения над нервной системой кишечника. Вестн. Ленингр. гос. унив., № 9, сер. биол., в. 2.

Колосов Н. Г. Об интерстициальных клетках Кахалы. Докл. Акад. наук СССР, т. 118, № 3.

Колосов Н. Г. Развитие нервного аппарата пищеварительного тракта человека в эмбриональном периоде. Вестн. Ленингр. гос. унив., № 21, сер. биол., в. 4.

Красильникова В. И. Гистохимия фосфатаз мозга кролика в онтогенезе. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. XXXV, в. 3.

Ливен А. Н. Материалы к вопросу об иннервации пищевода позвоночных животных и человека. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Ливен А. Н. Материалы к вопросу об иннервации пищевода позвоночных животных и человека. (Сравнительно-гистологическое исследование). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Майоров В. Н. О прижизненном наблюдении в проходящем свете над перичеселлюлярными аппаратами и чувствительными окончаниями. Тез. докл. VI Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол., Харьков.

Милохин А. А. О зависимости строения нервной системы пищеварительного тракта от характера питания у рыб из сем. карповых. Попытка экологического подхода к изучению структуры нервной системы. Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Милохин А. А. О морфологических основаниях периферических рефлексов. Сб. «Некоторые вопросы физиологии, клиники и морфологии», Куйбышев.

Милохин А. А. О синаптических связях в кишечной нервной системе круглоротых. Докл. Акад. наук СССР, т. 123, № 6.

Милохин А. А. О собственных рецепторных нейронах вегетативной нервной системы. Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 3.

Милохин А. А. Сравнительно-гистологические наблюдения над афферентной иннервацией пищеварительного тракта в ряду позвоночных. Тез. докл. VI Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол., Харьков.

Обухова Г. П. Межнейронные связи паружного коленчатого тела кошки. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLVI, № 12.

Обухова Г. П. О синаптических окончаниях в наружном коленном теле. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Обухова Г. П. О синаптических окончаниях в различных отделах наружного коленного тела кошки. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Тихова В. А. Иннервация цилиарной мышцы. Пробл. физиол. оптики, т. 12, Изд. АН СССР, М — Л.

Тихова В. А. Иннервация цилиарной мышцы. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Хабарова А. Я. Аfferентная иннервация сердца. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Хабарова А. Я. Аfferентная иннервация сердца. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Хидроглуян Ш. А. О морфологии синапсов в сетевидном образовании продолговатого мозга кошки. Докл. Акад. наук СССР, т. 123, № 6.

Шиндин С. М. О рецепторных элементах в узлах тазового сплетения. Сб. «Некоторые вопросы физиологии, клиники и морфологии», Куйбышев.

Лаборатория кортико-висцеральной патологии

Андреева В. А. и И. Т. Курцин. Изменения высшей нервной деятельности при экспериментальном проктите. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Болондинский В. К. К вопросу о плеврисмографии при интероцептивном раздражении кишечника у людей с резецированным желудком. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Бочоришвили Г. Б. Влияние высших отделов центральной нервной системы на регенеративные процессы костной ткани. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Бочоришвили Г. Б. Влияние центральной нервной системы на регенерацию костной ткани (Экспериментальные исследования). Изд. АН Груз. ССР, Тбилиси.

Бритикова К. Ф. Изменения углеводного обмена и синтеза глинуриновой кислоты у собак при патологии высшей нервной деятельности. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Бритикова К. Ф. Состояние антиоксидантной функции печени и некоторых показателей углеводного обмена после резекции желудка. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Газа Н. К., Т. Д. Дзидзигури и И. В. Сергеева. Изменение интероцептивных рефлексов с органов системы крови при острой лучевой болезни. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Гуляева Л. Н., Т. Д. Дзидзигури и М. А. Жилинская. Секреторно-двигательная деятельность желудка у больных неврозами. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Дзидзигури Т. Д. Методика изучения двигательной деятельности желудка у животных во время пищеварения. Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 11.

Ермолаева В. Ю. Изменение проницаемости капилляров кожи при нарушении высшей нервной деятельности. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Ермолаева В. Ю. Об изменении проницаемости сосудов кожи при функциональной патологии высших отделов головного мозга. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Ермолаева В. Ю. Характеристика резорбционной способности капилляров кожи (проницаемости) при нарушении ее чувствительной иннервации. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Курцин И. Т. К механизму возникновения различных форм функциональных расстройств внутренних органов. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Курцин И. Т. К механизму кортико-висцеральных нарушений. Материалы I Конфер. физиол., биохим. и фармакол. Ср. Азии и Казахстана, Изд. АН УзССР, Ташкент.

К у р ц и н И. Т. Кортико-висцеральные нарушения при действии проникающей радиации. Материалы I Конфер. физиол., биохим. и фармакол. Ср. Азии и Казахстана, Изд. АН УзССР, Ташкент.

К у р ц и н И. Т. Нарушения кортико-висцеральных взаимоотношений при острой лучевой болезни. Сб. «Радиобиология» (Тр. Всесоюз. научно-техн. конфер. по примен. радиоакт. и стабильн. изотопов и излучений в нар. хоз. и науке), Изд. АН СССР, М.

К у р ц и н И. Т. Новые данные по патофизиологии желчного пузыря. Тез. научн. конфер., посвящ. вопросам физиол., клиники и терапии заболеваний желч. пузыря и желч. путей, Пятигорск.

К у р ц и н И. Т. О кортикальной природе функциональных расстройств внутренних органов. Наук. зап. Київськ. держ. унів., т. XVI, в. XVII (Физиол. сборн. № 10).

К у р ц и н И. Т. Учение о типах секреторных клеток желудка и его значение для клинической практики. Казанск. мед. журн., год изд. XXXIX, № 2.

Л и н д е м а н М. Интероцептивные влияния с механорецепторов изолированного желудка. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Р ы б н и к о в а Н. М. Изменение всасывания глюкозы и воды в кишечнике при различных функциональных состояниях коры головного мозга. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

С а м с о н Е. И. Изменение высшей нервной деятельности при внутривенном введении новокаина. Журн. выпш. нервн. деят., т. VIII, в. 6.

С а м с о н Е. И. Клинико-экспериментальное обоснование новокаиновой терапии при язвенной болезни. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

С е р г е е в а И. В. К вопросу об изменении питьевой возбудимости пищевого центра при функциональных нарушениях высшей нервной деятельности. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

С к о р и к В. И. Изменения артериального кровяного давления при функциональных нарушениях условнорефлекторных экстеро- и интероцептивных связей. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Т и х о м и р о в а Л. Д. Функциональная характеристика кардиального отдела пищевода при нарушении высшей нервной деятельности у собак. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Ч е ч у л и н А. С. Влияние частичной и полной экстирпации коры больших полушарий головного мозга на «механическую секрецию» желудочного сока. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLV, № 6.

Лаборатория физиологии пищеварения

Г о р л а н о в а Т. Т. Исследование следовых сосудистых условных рефлексов при функциональных нарушениях центральной нервной системы. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Г о р л а н о в а Т. Т., Н. А. К р ы ш о в а и А. А. Р о г о в. Изменение условных и безусловных сосудистых рефлексов под влиянием лечения пахикардии больных с мышечными атрофиями. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Д а п и л о в а Л. А. и А. А. Р о г о в. Исследование условных и безусловных сосудистых рефлексов у больных с вялыми параличами. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Д в и н я н и н о в Л. И. Об особенностях секреции малой и большой кривизны при экспериментальном гастрите, вызванном повторными орошениями желудка горячей водой. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Д в и н я н и н о в Л. И. (Выступление в прениях по заслушанным докладам). Тр. Первой северо-западной научн. конфер. терапевтов, [Смоленск].

Д е р к а ч М. Ф. Динамика безусловных и условных сосудашипрояющих рефлексов у человека. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинзмгваринвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН СССР и Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

М а т р о с о в а Е. М. О влиянии удаления различных участков коры больших полушарий на двигательную активность большой и малой кривизны желудка. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

М а т р о с о в а Е. М., А. В. С о л о в ъ е в и В. Б. Т р о п ц к а я. Опыт изучения секреторной деятельности желудка и поджелудочной железы при помощи некоторых холинергических и адренергических веществ. Научн. совещ. по физиол. и патол. пищеварения, посвящ. 70-летию со дня рожд. И. П. Разенкова, М.

О р л о в В. В. Изменение сосудистых условных и безусловных рефлексов собак при прямом раздражении коры больших полушарий. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН ГССР и Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

О р л о в В. В. Периодические волны плетизмограммы в хронических опытах на собаках. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 8.

О р л о в В. В. Пневмоэлектрический пальцевый плетизмограф с полупроводниковым тензометром. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 3.

О р л о в В. В. Устройство для регистрации артериального давления, работающее по принципу следящей системы. Конфер. по примен. радиоэлектроники в медиц. и биол., Тез. докл., М.

Р о г о в А. А. О возникновении волнообразных колебаний плетизмограммы. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН ГССР и Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

Р о г о в А. А., Т. Т. Горлапова и Н. Т. Ковалева. О некоторых закономерностях образования условного и запаздывающего торможения у человека. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

Р о г о в А. А. и Л. А. Р о б ц е р. О динамическом стереотипе в работе коры больших полушарий. Уч. зап. Ленингр. гос. педагог. инст. им. А. И. Герцена, т. 153 (Каф. анат. и физиол.).

С о л о в ъ е в А. В. Функциональные сдвиги электрокардиограммы под влиянием нервных и биологических активных стимуляторов. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН ГССР и Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

С о л о в ъ е в А. В., А. А. Р о г о в, Е. И. Р о з о в а. К физиологии следовых условных рефлексов. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

С о л о в ъ е в А. В., О. В. С о л о д к и н а. К анализу действия рентгеновского облучения на секреторную и моторную функции маленьких желудочков, выкроенных из малой и большой кривизны желудка. Сб. «Радиобиология» (Тр. Всесоюзн. научно-техн. конфер. по примен. радиоакт. и стабильн. изотопов и излучений в нар. хоз. и науке), Изд. АН СССР, М.

С о л о в ъ е в А. В. и В. Б. Т р о и ц к а я. Значение нервных факторов в деятельности поджелудочной железы. Материалы I Конфер. физиол., биохим. и фармакол. Ср. Азии и Казахстана, Изд. АН УзССР, Ташкент.

С о л о д к и н а О. В. Новые данные о механизме нарушений секреторной функции желудка после общего рентгеновского облучения. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Т р о и ц к а я В. Б. К вопросу о регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Лаборатория физиологии кровообращения и дыхания

Б о г о р о д с к а я Т. А. О влиянии пенициллина на систему крови. Сообщение II. Характер лейкоцитарных реакций у животных на фоне длительного введения пенициллина. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLVI, № 12.

Г а н е л и н а И. Е. и Е. П. П о б о л ь. Электротоническое воздействие на центральную нервную систему при экспериментальном атеросклерозе. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН ГССР и Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

Ж д а н о в а Л. Д. и А. Я. Я р о ш е в с к и й. О влиянии внутривенного введения новокаина на сердечно-сосудистую систему. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН ГССР и Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

З и м о в а я Н. Г. Сравнение действия новокаина, введенного в разные участки сосудистого русла, на рефлекторные двигательные реакции организма, кровяное давление и дыхание. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

И л ь и н с к и й О. Б. Действие наркотиков на сухожильные рефлексы разных отделов спинного мозга. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Ильинский О. Б. Особенности действия различных наркотиков на рефлекторные дуги шейного и поясничного отделов спинного мозга. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Ильинский О. Б. Различия в скорости действия амитал-натрия на рефлекторные дуги шейной и поясничной областей спинного мозга. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLV, № 4.

Лебедева В. А. Материалы к механизму действия гексенала. Сообщение II. О рефлекторном торможении кортикальных двигательных эффектов и «спонтанной» двигательной активности животных при действии гексенала на интероцентры кишечника. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLV, № 2.

Мягкая И. П. К механизму дизентерийной интоксикации. Сообщение 4. Экспериментальная терапия дизентерийной интоксикации. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLV, № 2.

Осадчий Л. И. Анализ изменений рефлекторной двигательной реакции при внутрикаротидном введении гипертонического раствора NaCl. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Осадчий Л. И. Изменения рефлекторных двигательных реакций в ответ на внутривенное и внутриартериальное введение химического раздражителя. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLV, № 2.

Осадчий Л. И. Сравнительное изучение эффектов от внутривенного и внутрикаротидного введения гипертонического раствора поваренной соли. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Осадчий Л. И. Участие интероцептивного компонента в механизме изменения коленного рефлекса при внутрисосудистом введении гипертонического раствора. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLVI, № 7.

Осадчий Л. И. Участие интероцептивного компонента в механизме эффектов внутрисосудистых введений хлористого натрия. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Ярошевский А. Я. О влиянии внутривенных вливаний новокаина на систему крови. Сообщение I. Изменения состава крови под влиянием повторных вливаний новокаина. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLV, № 5.

Ярошевский А. Я. О влиянии внутривенных вливаний новокаина на систему крови. Сообщение II. Изменения состава крови после однократного введения новокаина. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLVI, № 8.

Лаборатория физиологии желез внутренней секреции

Беловиццева М. Ф., Е. Н. Сперанская. К вопросу о значении функционального состояния печени в развитии и течении лучевой болезни. Сб. «Радиобиология» (Тр. Всесоюзн. научно-техн. конфер. по примен. радиоакт. и стабильн. изотопов и излучений в нар. хоз. и науке), Изд. АН СССР, М.

Емельянов Н. А. Влияние инсулиновой гипогликемии на сокращение третьего века кошки при раздражении преганглионарных симпатических нервных волокон. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLVI, № 10.

Емельянов Н. А. К анализу физиологических механизмов, участвующих в изменениях функций нервной системы в условиях инсулиновой гипогликемии. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Емельянов Н. А. К вопросу о влиянии инсулиновой гипогликемии на центральную нервную систему. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Емельянов Н. А. Материалы к анализу влияния инсулиновой гипогликемии на рефлексы спинного мозга. Сб. «Современные проблемы учения о сахарном диабете и о половых гормонах» (Матер. научн. конфер., посвящ. XXI съезду КПСС), Харьков.

Мартыненко М. П. Об изменении реакции на адреналин мигательных перепонки кошек при разных уровнях кальция крови. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Митюшов М. И. Условнорефлекторная деятельность собак с экспериментальным сахарным диабетом и уровнем гликемии. Сб. «Современные проблемы учения о сахарном диабете и о половых гормонах» (Матер. научн. конфер., посвящ. XXI съезду КПСС), Харьков.

Лаборатория нервной трофики

Ильина А. И. и С. И. Теплов. К механизму изменений электрокардиограммы при болевом раздражении. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 8.

Ильина А. И. и А. В. Тонких. К механизму рефлекторной секреции адреналина. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 4.

Тонких А. В. К вопросу о роли надпочечников в патогенезе лучевой болезни. Сб. «Радиобиология и радиационная медицина» (Тр. второй Междунар. конфер. по мирн. использ. атомн. энергии), М.

Тонких А. В. Материалы к проблеме боли. Сб. «Проблемы эволюции физиологических функций» (Сб., посвящ. 75-летию акад. Л. А. Орбели), Изд. АН СССР, М.—Л.

Тонких А. В. О роли надпочечников в развитии лучевой болезни. Сб. «Радиобиология» (Тр. Всесоюзн. научно-техн. конфер. по примен. радиоакт. и стабильн. изотопов и излучений в нар. хоз. и науке), Изд. АН СССР, М.

Тонких А. В., Ц. Л. Янковская. Функциональные изменения мозгового слоя надпочечников при воздействии на организм ионизирующей радиации. Тез. докл. научн. конфер., посвящ. 40-летию со дня основания Центр. научно-исслед. рентгено-радиологич. инст. МЗ СССР, Л.

Худорожева А. Т. К вопросу о развитии двигательной функции у животных. Сб. «Эволюция функций нервной системы», Медгиз, Л.

Шенгер И. Ф. К вопросу о различной чувствительности кровеносных сосудов лягушки к вазопрессину и адреналину. Фармакол. и токсикол., т. XXI, № 4.

Янковская Ц. Л. Измерение артериального давления у крыс в хроническом опыте. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 7.

Лаборатория возрастной физиологии и патологии человека

Баранов В. Г. Руководство по болезням желез внутренней секреции и обмену веществ. Пекин. (На китайском языке).

Баранов В. Г. (Выступление в прениях по теме «Атеросклероз»). Тр. XIV Всесоюзн. съезда терапевтов, М.

Дильман В. М. Замечания по поводу применения метода вагинальных мазков в клинических исследованиях. Сов. медиц., № 11.

Дильман В. М. О возрастном повышении деятельности некоторых гипоталамических центров. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Дильман В. М. Определение общего холестерина в малом объеме крови. Вопр. медиц. химии, т. IV, в. 1.

Лейбсон Л. Г. О выделении эстрогенов с мочой у женщин различных возрастных групп. Пробл. эндокринолог. и гормонотерапии, т. IV, № 3.

Соколовцова И. М. Роль возрастного фактора в патогенезе экспериментального (аллоксанового) диабета. Пробл. эндокринолог. и гормонотерапии, т. IV, № 2.

Соколовцова И. М. Роль высших отделов центральной нервной системы и гормоны половых желез в патогенезе экспериментального аллоксанового диабета молодых животных. Пробл. эндокринолог. и гормонотерапии, т. IV, № 4.

Лаборатория экспериментальной генетики высшей нервной деятельности

Алексеева М. С. Определение типа нервной системы у собак на базе различных безусловных подкреплений (пищевого и электрооборонительного). Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Алексеева М. С., В. К. Красуский и Е. Ф. Мелихова. Двигательная активность у собак разного типа нервной системы. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 1.

Бурдина В. И. Применение стереотипа из двух раздражителей для определения типа нервной системы собак. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Колосова Т. Е. Иррадиация и концентрация нервных процессов в кожном анализаторе у собак разного типа нервной системы. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Колосова Т. Е. К характеристике последовательного торможения у собак разного типа нервной системы. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Комарова Т. Ф. К вопросу о применении брома для выявления силы нервных процессов. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

Комарова Т. Ф. Об изменениях в содержании общего азота слюны у собак разного типа нервной системы. Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 5.

Красуский В. К. Некоторые вопросы физиологии типов нервной системы. Материалы I Конфер. физиол., биохим. и фармакол. Ср. Азии и Казахстана, Изд. АН УзССР, Ташкент.

Мелихова Е. Ф. Анализ подвижности нервных процессов у собак сильного, неуравновешенного типа нервной системы с инертными нервными процессами. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Пшеничный И. П. О типах динамики лейкоцитарного профиля крови животных и человека. Докл. Дальневосточн. объедин. общ. физиол., биохим. и фармакол., Хабаровск.

Роговенко Е. С. Системность коры головного мозга собак в связи с индивидуальными особенностями их высшей нервной деятельности. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Трошихина Ю. Г. Определение силы возбудительного процесса при применении кофеина с учетом веса собак. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Группа физиологии типа высшей нервной деятельности животных

Малюгина Л. Л., А. И. Мironova, Викт. К. Федоров и Л. М. Шабад. О значении типологических особенностей высшей нервной деятельности при возникновении и развитии опухолей молочных желез у мышей. Бюлл. экспер. биол. и медик., т. XLV, № 6.

Немчинова И. И. К вопросу об изменении соотношения полов в потомстве мышей путем воздействия на их нервную систему некоторыми фармакологическими веществами. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Немчинова И. И. и Викт. К. Федоров. К вопросу о соотношении полов в потомстве у мышей с различными функциональными свойствами нервной системы. Докл. Акад. наук СССР, т. 121, № 1.

Софронов Н. С. и Викт. К. Федоров. К вопросу о механизме действия гармина на высшую нервную деятельность животных. Тр. Всесоюзн. общ. физиол., биохим. и фармакол., т. 4.

Федоров Викт. К. Анализ результатов испытаний силы и подвижности нервных процессов у мышей. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Федоров Викт. К. К вопросу о сравнительно-физиологическом изучении высшей нервной деятельности животных. Тр. Всесоюзн. общ. физиол., биохим. и фармакол., т. 4.

Федоров Викт. К. К сравнительной характеристике слухового и зрительного анализаторов у лабораторных мышей. Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Федоров Викт. К. О подвижности нервных процессов у морских свинок в онтогенезе. Совещ. по вопр. физиол. и патол. нервн. сист. животн. и человека ранних возрастных этапов развития, Рефер. докл., М.

Шейкин Р. Л. Применение кибернетики в автоматизации опытов при изучении условнорефлекторной деятельности животных. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Лаборатория фармакологии центральной нервной системы

Кучеренко Т. М. Изменения высшей нервной деятельности у собак под влиянием женьшеня. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Кучеренко Т. М. Парааминобензойная кислота как стимулятор высшей нервной деятельности. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Софронов Н. С. Изменения условнорефлекторной деятельности у собак под влиянием квинтала (ноктала). Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Цобкалло Г. И. и М. К. Калинин. Действие барбитуратов на условные рефлексы у кроликов при гипнотизации. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

Лаборатория интероцептивных условных рефлексов

Адам Г. Методика изучения интероцептивных рефлексов при раздражении лоханки почки. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 6.

Айрапетянц Э. Ш. К вопросу об эволюции взаимодействия внешних и внутренних рецепторов. Сб. «Эволюция функций нервной системы», Медгиз, Л.

Айрапетянц Э. Ш. Об участии проприоцептивной сигнализации в пространственном анализе. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

(Айрапетянц Э. Ш.) E. Sh. Airapetjan z. Neue Untersuchungen zum Hysteriosis—Problem Wedenskis. Sowietwissenschaft, Naturwissenschaftliche Beiträge, № 6.

(Айрапетянц Э. Ш.) E. Sh. Airapetian z. Adatok az ember belző analizátorainak fizioológiajánor. Orvosi hetilar, XCIX, élf. 41.

Айрапетянц Э. Ш. и В. А. Биянкин. Интероцептивный условный рефлекс после разобщения больших полушарий головного мозга. Уч. зап. ЛГУ, № 239, сер. биол. наук, в. 45.

Айрапетянц Э. Ш. и В. А. Кисляков. К вопросу о функциональной структуре вестибулярного аппарата. V Всесоюзн. съезд оториноларингологов СССР (Тез. докл.), Медгиз, [Л.].

Айрапетянц Э. Ш., Л. И. Лебедева и В. И. Сазонтов. Материалы к физиологии внутреннего анализатора человека. Сообщение IV. Особенности формирования корригирующих сигналов у больных с заболеваниями желудка. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Айрапетянц Э. Ш., А. В. Погребкова и В. И. Сазонтов. Материалы к физиологии внутреннего анализатора человека. Сообщение III. О корковой регуляции функций желудка при патологическом его состоянии. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Айрапетянц Э. Ш. и Л. С. Прудцовская. Материалы к условным рефлексам у кур. Уч. зап. ЛГУ, № 239, сер. биол. наук, в. 45.

Айрапетянц Э. Ш. и А. М. Уголев. Материалы к физиологии внутреннего анализатора человека. Сообщение V. Рефлекторные влияния с мочевого пузыря у человека в бодрствующем и гипнотическом состояниях. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Васильев А. И. К вопросу о состоянии центральной нервной системы животных при воздействии на слуховой анализатор звуковых раздражителей. V съезд оториноларингологов СССР (Тез. докл.), Медгиз, [Л.].

Васильев А. И. Методика безусловного раздражения неповрежденного мочевого пузыря человека с автоматической регистрацией внутрипузырного объема и давления. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 10.

Вырбанова-Ангелова А. В. Патологически измененный интероцептивный корковый пункт. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 3.

Гамбарян Л. С. Условные двигательные рефлексы при повреждении мозжечка и задних столбов. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Гамбарян Л. С. Функция поврежденного двигательного анализатора. Арх. патол., т. XX, № 6.

Кадчев Л. А. Интенсивность обмена фосфора в углеводной и липидно-белковой фракциях в состоянии истероизиса. Докл. Акад. наук СССР, т. 123, № 6.

Кисляков В. А. Изменение статокINETических условных рефлексов у собак, лишенных вестибулярной, слуховой и зрительной рецепции, после повреждения коры головного мозга. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 5.

Кисляков В. А. Условные статокINETические рефлексы после двустороннего разрушения лабиринтов у собак без двигательной и затылочной корковых областей. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Лебентрау К. Г. Условный двигательный рефлекс у обезьян после энуклеации. Уч. зап. ЛГУ, № 239, сер. биол. наук, в. 45.

Личкус К. Б. К вопросу о локализации внутреннего (интероцептивного) анализатора в коре больших полушарий головного мозга у собак. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Личкус К. Б. Характер интероцептивных условных рефлексов с малой и сильной кривизны желудка. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Личкус К. Б. Характер интероцептивных условных рефлексов с малой и большой кривизны желудка до и после экстирпации премоторных зон коры больших полу-

шарий головного мозга. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Лобанова Л. В. Влияние экстирпации коры одного полушария головного мозга на интероцептивный условный рефлекс у собак. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

Лобанова Л. В. Влияние экстирпации коры одного полушария головного мозга на условнорефлекторную деятельность собак. Сообщение I. Двигательно-оборонительные условные рефлексы при экстирпации коры правого полушария. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Любилюй. Изучение некоторых сторон деятельности внутренних анализаторов методом условных рефлексов и электроэнцефалографии. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Ониско О. Г. К вопросу о механизме действия секретина. Уч. зап. ЛГУ, № 239, сер. биол. наук, в. 45.

Ониско О. Г. К вопросу об участии нервной системы в действии секретина. Бюлл. экспер. биол. и медц., т. XLV, № 3.

Ониско О. Г. О нервной регуляции действия секретина. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Орлов И. В. О влиянии энуклеации на рефлекторную деятельность рыб. Бюлл. СНО ЛГУ, в. 1.

Погребкова А. В. Дыхательные условные рефлексы при выключении дистантных рецепторов. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Погребкова А. В. Регуляция дыхания у взрослых собак после одномоментного выключения в раннем онтогенезе дистантных рецепторов. Докл. Акад. наук СССР, т. 121, № 6.

Роснер Ю. Изменение высшей нервной деятельности у собак при повреждении рецепторов кишечника. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Тулбаев П. Значение типа кормления в становлении интероцептивных рефлексов с желудка у коз. Материалы I Конфер. физиол., биохим. и фармакол. Ср. Азии и Казахстана, Изд. АН УзССР, Ташкент.

Тулбаев П. О вестибулярно-двигательных условных рефлексах у интактных и делабиринтированных кроликов. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Тулбаев П. О зависимости свойств интероцептивных рефлексов от типа кормления у коз в онтогенезе. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Тулбаев П. О пусковых факторах жвачки в онтогенезе. Докл. Акад. наук СССР, т. 123, № 2.

Тулбаева Ф. К. Влияние выключения зрения на суточную ритмику жвачки, приема пищи и двигательной активности. Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Лаборатория сравнительного онтогенеза высшей нервной деятельности

Вавилова Н. М., Е. М. Кобак ова, Г. А. Образцова и В. А. Трошихин. К вопросу о характеристике индивидуальных особенностей высшей нервной деятельности собак по пищевой и оборонительной методикам. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

Вавилова Н. М. и Г. А. Образцова. К сравнительной характеристике следовых пищевых и оборонительных условных рефлексов у собаки в онтогенезе. Совещ. по вопр. физиол. и патол. нервн. сист. животн. и человека ранних возрасти. этапов развития, Рефер. докл., М.

Калинина Е. И. К сравнительному гистогенезу обонятельной луковицы щенят и крольчат. Совещ. по вопр. физиол. и патол. нервн. сист. животн. и человека ранних возрасти. этапов развития, Рефер. докл., М.

Калинина Е. И. Некоторые черты развития условнорефлекторной деятельности в обонятельном анализаторе у крольчат в раннем постнатальном онтогенезе. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Клявина М. П. Влияние кофеина и брома на условнорефлекторную генерализацию у щенят. Совещ. по вопр. физиол. и патол. нервн. сист. животн. и человека ранних возрасти. этапов развития, Рефер. докл., М.

Клявина М. П., Е. М. Кобак ова, Л. Н. Стелъмах и В. А. Трошихин. К вопросу о скорости образования условных рефлексов у собак в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 6.

К о б а к о в а Е. М. и В. А. Т р о ш и х и н. О влиянии длительного облучения малыми дозами радиоактивного кобальта на условнорефлекторную деятельность собак сильного типа нервной системы. Вторая научн. конфер., посвящ. вопр. влиян. ионизирующей излучен. на высш. отд. центр. нервн. сист., Тез. докл., М.

М а л ю г и н а Л. Л. и Г. А. О б р а з ц о в а. К вопросу о развитии злокачественных опухолей у кроликов с различными типологическими особенностями нервной системы. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 5.

М и р з а к а р и м о в а М. Г., Л. Н. С т е л ь м а х и В. А. Т р о ш и х и н. О направленном изменении пассивно-оборонительного и исследовательского рефлексов в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 5.

О б р а з ц о в а Г. А., Л. Ф. П о м а з а н с к а я, Л. Н. С т е л ь м а х, В. А. Т р о ш и х и н. Об ориентировочной реакции на индифферентные и условные раздражители у собаки и кролика в онтогенезе. Сб. «Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность», Изд. АН РСФСР, М.

С т е л ь м а х Л. Н. О динамике внешнего торможения в онтогенезе у собаки. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 2.

Лаборатория сравнительной физиологии высшей нервной деятельности

Б а р у А. В. О соотношении между количеством условных рефлексов в опыте у кроликов, их величиной и физической силой условного раздражителя в опытах с многократным его применением. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

К р а с у с к а я Н. А. и Б. В. П а в л о в. Запаздывающие двигательные условные рефлексы у низших обезьян. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Л у к и н а Е. В. Некоторые данные о пластичности реакции гнездостроения у воробьиных птиц. Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Л у к и н а Е. В. Птичий городок. Детгиз, Л.

П а в л о в Б. В. Стереотаксические аппараты и их применение при экспериментальных повреждениях подкорковых образований. (По материалам иностранной литературы). Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 9.

П а в л о в Б. В. и В. П. Я р о с л а в ц е в а. Следовые условные рефлексы у павианов гамадрилов. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

П р а з д н и к о в а Н. В. Некоторые данные по изучению высшей нервной деятельности рыб методом пищевых двигательных условных рефлексов. Тр. Совещ. по физиологии рыб, М.

П р а з д н и к о в а Н. В. Следовые двигательные рефлексы у золотых рыбок. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

П р а з д н и к о в а Н. В. (Заключительное слово докладчика). Тр. Совещ. по физиологии рыб, М.

Р о г о в е н к о Е. С. Дифференцировочное торможение и его последствие у кроликов. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Р о к о т о в а И. А. и студ. А. К о л ь ц о в а. «Ритмические» стереотипы двигательных условных рефлексов у собак. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Ф и р с о в Л. А. О высшей нервной деятельности самок собак и низших обезьян при различных состояниях половой системы. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 12.

Ч е б ы к и н Д. А. О развитии запаздывательного торможения у собак в опытах с двигательными пищевыми условными рефлексами. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Ч е р н о м о р д и к о в В. В. К физиологии слухового анализатора череных. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 1.

Лаборатория экологической физиологии

Д а в ы д о в А. Ф. Двигательная активность северного оленя в связи с условиями выпаса. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Д а в ы д о в А. Ф. Наблюдения над терморегуляцией у северного оленя. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Д а н ь к о Ю. И. Условные моторно-висцеральные рефлексы у человека. (К регуляции вегетативных функций при мышечной деятельности). Восемнадц. совещ. по пробл. выпш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Д э н С у - и. Режим освещения и суточная периодика у ночных животных. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Д э н С у - и и К. П. И в а н о в. О влиянии режима освещения на периодику физиологических функций у ночных животных (лемуров). Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

И в а н о в К. П. О реакции на гиперкапнию и гипоксию у низших и высших позвоночных. Тр. конфер. по кислородн. терап. и кислородн. недостаточности, Киев.

И в а н о в К. П. Позвоночные животные, лишенные эритроцитов и гемоглобина. Природа, № 5.

К а л а ш н и к о в В. П. Влияние мышечной деятельности на формирование терморегуляции в онтогенезе. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

К а л а ш н и к о в В. П. Влияние «холодного» воспитания, мышечной тренировки и кормления на развитие молодняка в раннем онтогенезе. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

К а л а ш н и к о в В. П. О влиянии мышечной тренировки на терморегуляцию у новорожденных козлят, содержащихся при низких температурах среды. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

К о с т и н А. П. К физиологии высотной акклиматизации крупного рогатого скота. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

К о с т и н А. П. Физиологические исследования приспособления крупного рогатого скота к факторам среды в равнинных и горных условиях. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Л и б е р м а н В. Б. Материалы к физиологии сеченовского эффекта повышения работоспособности. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Л и б е р м а н В. Б. О рефлекторной регуляции работоспособности. Бюлл. экпер. биол. и медц., т. XLV, № 1.

Л и б е р м а н В. Б. и Э. Р. У ж д а в и н н. Изменения пульса и дыхания при безусловных и условных пищевых рефлексах у некоторых видов хищных животных. Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

М а к а р о в а А. Р. Исследование газообмена у лосей. Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

М а к а р о в а А. Р. Физиологическая характеристика пастбы овец. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

М а к а р о в а А. Р. и К. П. И в а н о в. Об акклиматизации равнинных пород овец к горным условиям Северного Кавказа. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

М а к а р о в а А. Р. и А. Н. С е г а л ь. Физиологическая характеристика зимней пастбы северного оленя. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Н а с л е д о в а Н. И. и В. Ф. Ш у м а к о в а. Исследование секреции околоушных слюнных желез у белых крыс. Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Р а у ш е н б а х Ю. О. О природе устойчивости сельскохозяйственных животных к высокой температуре среды. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Р а у ш е н б а х Ю. О. О физиологической природе устойчивости животных к гипоксическим условиям высокогорья. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Р а х и м о в К. Изучение врожденных и натуральных условных пищевых рефлексов в онтогенезе у жвачных. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Р а х и м о в К. Материалы по изучению врожденных пищевых рефлексов у жвачных со зрительного и кожного анализаторов. Сб. «Вопросы физиологии и патологии

первой системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Рахимов К. Материалы по исследованию формирования натуральных пищевых условных рефлексов в онтогенезе у жвачных. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Рахимов К. О натуральных пищевых рефлексах в раннем постнатальном онтогенезе у молодняка овец в условиях стойлового и пастбищного содержания. Совец. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Рахимов К., Э. Р. Уждавини и С. М. Файзиев. О формировании пищевых рефлексов в раннем онтогенезе у жвачных. Совец. по вopr. физиол. и патол. нервн. сист. животн. и человека ранних возрастн. этапов развития, Рефер. докл., М.

Рашевская Д. А. Исследование ориентировочных рефлексов на дыхание и газообмен при раздражении обонятельного анализатора. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Роголь И. Г. О влиянии радиационного охлаждения на терморегуляцию у крыс, развивающихся и содержащихся при низкой температуре среды. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, Л.

Слоним А. Д. Международный симпозиум по гипотермии в Югославии. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 8.

Слоним А. Д. Международный симпозиум по физиологии труда в Чехословакии. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 7.

Слоним А. Д. О влиянии факторов внешней среды на физиологические функции. Материалы I Конфер. физиол., биохим. и фармакол. Ср. Азии и Казахстана, Изд. АН УзССР, Ташкент.

Слоним А. Д. Об изучении специализированных рефлекторных актов у млекопитающих. Сб. «Эволюция функций нервной системы», Медгиз, Л.

Слоним А. Д. Пищевые рефлексы и пищевая специализация у млекопитающих. Журн. общ. биол., т. XIX, № 6.

Слоним А. Д., А. Р. Макарова, В. П. Калашников, А. Г. Понугаева, К. Рахимов, Г. А. Трубицина, Э. Р. Уждавини. К физиологической характеристике ягнят-гибридов архарокаракуля. Совец. по отдаленной гибридизац. растен. и животн., Тез. докл., в. 2, М.

Трубицина Г. А. Исследование потоотделительной реакции человека. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Уголев А. М. Материалы о деятельности слюнных желез у грызунов. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Уждавини Э. Р. Врожденные пищевые реакции у личинок тополевого листогрыза (*Melasma populi* L.). Совец. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Уждавини Э. Р. Врожденные пищевые рефлексы у щенков. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Уждавини Э. Р. О формировании натуральных пищевых рефлексов в раннем онтогенезе у собаки. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Файзиев С. Безусловные и натуральные условные слюнные пищевые рефлексы у овец романовской и каракульской пород. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Филатова Л. Г. О физиологической гипоксемии. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Филатова Л. Г. Реакция на гипоксемию у млекопитающих с различной экологической специализацией. Совец. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Филатова Л. Г. Реакция на гипоксемию у млекопитающих с разной экологической специализацией. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Щеглова А. И. Безусловные пищевые слюнные рефлексы и особенности водного обмена у ондатры. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Щеглова А. И. Опыт физиологического анализа грызущей деятельности большой песчанки. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Щеглова А. И. Формирование роющей и грызущей деятельности в онтогенезе некоторых грызунов. Совец. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Лаборатория физиологии сельскохозяйственных животных

Астраханская Н. А. Некоторые данные о влиянии нервной системы на микроструктуру железистой ткани молочной железы. Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. XLVI, № 12.

Ахмедов Р. О терморегуляции у высокопродуктивных коров при различных температурных условиях содержания. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Ахмедов Р. Терморегуляция у коров при низких температурах среды. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Барышников И. А. Влияние различных температурных условий среды на молочную продуктивность и терморегуляцию у коров. Совещ. по эколог. физиологии, Тез. докл., [в.] 1, М.—Л.

Барышников И. А. О рефлекторной регуляции лактации. Докл. Всесоюз. конфер. по молочному делу, М.

Барышников И. А. Физиологические основы повышения молочной продуктивности. Пути повышения продуктивности животноводства на Кубани (Тр. Первой научной конфер.).

Барышников И. А. и Э. П. Кокорина. Высшая нервная деятельность и лактация. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Бахтиозина Б. Х. Водный обмен у верблюда. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, АН СССР, М.—Л.

Борсук В. Н. Влияние изменений стереотипа содержания и доения на количество казеина и фосфора в молоке у коров. Докл. Всесоюз. конфер. по молочному делу, М.

Вальдман В. А. Анализ рефлекса молокоотдачи в условиях односторонней деафферентации вымени у коз. Извест. Акад. наук Эстонской ССР, сер. биолог., т. VII, № 2.

Вальдман Э. К. Изучение рефлекса молокоотдачи при машинной дойке. Докл. Всесоюз. конфер. по молочному делу, М.

Вальдман Э. К. Изучение рефлекса молокоотдачи при машинной дойке. Извест. Акад. наук Эстонской ССР, сер. биолог., т. VII, № 3.

Дзангоев Х. Б. Изменение энергетического обмена у лактирующих горских коров в горных условиях. Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организмов», т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.

Дюсембин Х. Влияние возраста и числа лактаций на торможение молоковыделения и молокоотдачи. Извест. Акад. наук Каз. ССР, сер. физиол. и медиц., в. 1 (9).

Дюсембин Х. О рефлекторных механизмах торможения молокоотдачи. Докл. Всесоюз. конфер. по молочному делу, М.

Дюсембин Х. Рефлекторное торможение молокоотдачи. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Зелинский К. Изучение высшей нервной деятельности у кур в онтогенезе. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работ. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Зелинский К. Некоторые особенности физиологии развития кур различной скороспелости. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Кокорина Э. П. Высшая нервная деятельность и молочная продуктивность крупного рогатого скота. Журн. общ. биол., т. XIX, № 2.

Кокорина Э. П. Молочная продуктивность коров и типологические особенности их высшей нервной деятельности. Докл. Всесоюз. конфер. по молочному делу, М.

Кокорина Э. П. Применение тестов «большого» и «малого» стандартов при исследовании высшей нервной деятельности крупного рогатого скота. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. II, Л.

Мамедов Д. М. Сложнорефлекторная регуляция энергетического обмена овец в связи с питанием. Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 12.

Нопович Д. Роль гипоталамуса в регуляции моторной функции молочной железы. Докл. Акад. наук СССР, т. 121, № 1.

Попович Д. Г. Роль гипоталамуса в рефлекторной регуляции молокоотдачи. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Попович Д. Г. Роль нервной системы в регуляции двигательной функции молочной железы. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Скворцова А. А. и И. И. Хренов. Техника исследования кровообращения, газоэнергетического обмена и легочного дыхания у сельскохозяйственных животных. (Практ. руководство), Л.

Тверской Г. Б. О роли симпатической иннервации аденогипофиза в регуляции секреции молока. Докл. Всесоюзн. конфер. по молочному делу, М.

Тверской Г. Б. Секреция молока у коз после полной перерезки спинного мозга. Докл. Акад. наук СССР, т. 123, № 6.

Чередкова А. Н. Характеристика секреторной деятельности желудка у свиней при скармливании им различных кормовых средств и их смесей и некоторые данные о механизме регуляции функции желудочных желез. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биолог. наук. Ленингр. ветер. инст. Мин. сельск. хоз. СССР, Л.

Чудновский Л. А. К вопросу о значении нервной системы матки для имплантации эмбриона и течения беременности. X научн. сессия Инст. акуш. и гинекол. АМН СССР, Тез. докл., Л.

Лаборатория физиологии низших животных

Касимов Р. Ю. Безусловные и условные рефлексы у осетровых рыб и их гибридов. Извест. Акад. наук Азербайдж. ССР, сер. биолог. и сельскохозяйств. наук, № 1.

Касимов Р. Ю. Основные свойства высшей нервной деятельности у русского осетра, стерляди и их гибридов. Извест. Акад. наук Азербайдж. ССР, сер. биолог. и сельскохозяйств. наук, № 4.

Касимов Р. Ю. Условные и безусловные рефлексы у некоторых видов осетровых рыб. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Касимов Р. Ю. Условные рефлексы у осетровых рыб. Зоолог. журн., т. XXXVII, в. 9.

Лобашев М. Е. Изучение инстинктов у медоносной пчелы методом условных рефлексов. Пчеловодство, № 1.

Лобашев М. Е. Изучение поведения медоносной пчелы методом условных рефлексов. XVII Междунар. конгр. по пчеловодству (Докл. Сов. делегации), М.

Лобашев М. Е. Рефлексы у насекомых. Наука и жизнь, № 4.

Лобашев М. Е., Н. Г. Лопатина, И. А. Никитина, Е. Г. Чеснокова. Цепные и следовые условные рефлексы у медоносной пчелы. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. III, Л.

Лопатина Н. Г., М. А. Кузнецова, С. В. Панкова. О физиологической природе «тапца» пчел. Журн. общ. биол., т. XIX, № 5.

Никитина И. А. Изучение безусловных и условных рефлексов у гусениц шелкопрядов (*Antheraea pernyi* Q. и *Bombyx mori* L.). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Никитина И. А. Роль надглоточного и подглоточного ганглиев в инстинкте завивки кокона у шелкопрядов. Зоолог. журн., т. XXXVII, в. 6.

Пономаренко В. В. Изучение особенностей высшей нервной деятельности у кур различных пород. Докл. Акад. наук СССР, т. 118, № 3.

Пономаренко В. В. Изучение свойств высшей нервной деятельности у кур разных пород. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Чеснокова Е. Г. Условные рефлексы у пчел на цепи раздражителей. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Януш П. М. Влияние невротизирующих воздействий на условные рефлексы у крольчих в период беременности и лактации и на темп роста потомства. Физиолог. журн. СССР, т. XLIV, № 12.

Лаборатория сравнительной биохимии

Богоров В. Г., Е. М. Крепс. Возможно ли захоронение радиоактивных отходов в глубоководных впадинах океана. Природа, № 9.

Вержбицкая Н. А. Об эволюции процесса окислительного фосфорилирования в мозгу и формировании гематоэнцефалического барьера в ряду позвоноч-

ных (исследование при помощи радиоактивного фосфора). Тр. Всесоюзн. научно-техн. конфер. по примен. радиоакт. и стабильн. изотопов и излучений в пар. хоз. и науке. Изучение животного организма. Рыбное хозяйство. Пищевая промышленность. Изд. АН СССР, М.

Вер ж б и н с к а я Н. А. Некоторые данные по эволюции энергетического обмена мозга в ряду позвоночных животных. Сб. «Эволюция функций нервной системы», Медгиз, Л.

Вер ж б и н с к а я Н. А. Окислительное фосфорилирование мозга в эволюции позвоночных животных. Тез. докл. на конфер. «Фосфорилирование и функция», Л.

Вер ж б и н с к а я Н. А. и Р. И. Вол к о в а. Лабильные макроэргические фосфаты мозга в ряду позвоночных животных. Докл. Акад. наук СССР, т. 118, № 1.

В о й т к е в и ч В. И. Влияние хронического кислородного голодания на кровоснабжение мозга. Сб. «Физиология и патология дыхания, гипоксия и оксигенотерапия», Изд. АН УССР, Киев.

Волкова Р. И. Влияние температуры на обмен лабильных фосфорных соединений в мозгу холоднокровных. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Волкова Р. И. Обмен лабильных фосфорных соединений в мозге черепах в состоянии бодрствования и «спячки». Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., № 5.

Д о м я н Д. Фосфатазы мозга у некоторых представителей позвоночных животных. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Д о м я н Д. Фосфомоноэстеразы мозга в филогенетическом ряду позвоночных. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. мед. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

К р е п с Е. М. Дыхание мозговой ткани при гипоксии. Сб. «Физиология и патология дыхания, гипоксия и оксигенотерапия», Изд. АН УССР, Киев.

К р е п с Е. М. и В. Г. Б о г о р о в. К вопросу о возможности захоронения радиоактивных отходов в глубоководных впадинах океана. Вторая междунар. конфер. Орган. объедин. наций по примен. атомной энерг. в мирных целях, Женева.

(К р е п с Е. М.) Е. М. К r e p s. Brain metabolism in the evolution of vertebrates. XV-th Intern. Congr. of Lool. London.

(К р е п с Е. М. и В. Г. Б о г о р о в) Е. М. K r e p s and V. G. B o g o r o v. Concerning the possibility of disposing of radioactive waste in ocean trenches. Second Unit. Nat. Intern. Confer. on the peacef. uses of atomic energy, Geneva.

Ч е н ы к а е в а Е. Ю. Исследование методом ультрафиолетовой микроскопии влияния кислородного голодания на распределение нуклеопротеидов в клетках коры мозга. Сб. «Физиология и патология дыхания, гипоксия и оксигенотерапия», Изд. АН УССР, Киев.

Ч е т в е р и к о в Д. А. Влияние кислородного голодания на интенсивность обмена фосфорных соединений ткани мозга. Сб. «Физиология и патология дыхания, гипоксия и оксигенотерапия», Изд. АН УССР, Киев.

Лаборатория радиобиологии

Г а с т е в а С. В., О. В. М а л и н о в с к и й, Д. А. Ч е т в е р и к о в. Влияние общего рентгеновского облучения на обмен фосфолипидов мозга, печени и селезенки крыс. Первая научно-практ. конфер. по медиц. радиологии, Доклады, Башкирский мед. инст. им. XV-летия ВЛКСМ, Министерство здравоохранения БАССР, Уфа.

Сектор неврозов и органических заболеваний нервной системы

Б е л я е в а З. В. и К. И. С е м е н о в а. К вопросу о значении задержки торможения в развитии некоторых патологических вегетативно-висцеральных реакций. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цингазваршвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН СССР и Инст. физиол. АН СССР им. И. П. Павлова, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

В о л ь п е р т И. Е. К вопросу о физиологических основаниях психотерапии. (Схема построения психотерапевтического процесса). Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

В о л ь п е р т И. Е. Основные этапы психотерапевтического процесса. Сб. «Вопросы психотерапии», Медгиз, М.

Г о р л а н о в а Т. Т., А. Ф. Д м и т р и е в а, М. А. Ж и л и н с к а я, И. А. К р ы ш о в а, Л. Г. П е р в о в и Т. И. Т о л с т о в а. Клинико-физиологические данные о некоторых формах внутреннего торможения у больных неврастенией и истерией. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Дмитриева А. Ф. Высшая нервная деятельность при различных формах неврастении. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Дмитриева А. Ф. Значение типа высшей нервной деятельности в клинике неврастении. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конф. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Дмитриева А. Ф., М. А. Жилинская, Н. А. Крышова и Л. Г. Первов. К вопросу определения типа высшей нервной деятельности у больных неврозами. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Жилинская М. А. и Л. Г. Первов. Психотерапия в борьбе с иатрогенными заболеваниями. Сб. «Вопросы психотерапии», Медгиз, М.

Карапетян Е. А. Исследование высшей нервной деятельности при помощи мигательной методики у больных нарколепсией и другими формами заболеваний с нарушением сна. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Карапетян Е. А. Лечение углекислым висмутом больных нарколепсией. Сб. «Современные вопросы неврологии и патологии» (Сб. научн. работ, посвящ. 70-летию со дня рожд. акад. А. Д. Сперанского), М.

Карапетян Е. А. Состояние высшей нервной деятельности при нарколепсии. Конфер. по вопр. патофизиол. высш. нервн. деят. человека применительно к задачам психиатр. и нервн. клиник, Тез. докл., М.

Карапетян Е. А. и А. И. Маренина. Влияние светового раздражения на потенциалы головного мозга у больных нарколепсией. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Карапетян Е. А. и Н. Г. Озерецковская. Применение речедвигательной методики для изучения высшей нервной деятельности у больных с нарушением сна. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Кок Е. П. Избирательное снижение отвращения при височно-теменно-затылочных поражениях доминантного полушария. Материалы Ленингр. зональн. психолог. конфер., Л.

Кок Е. П. Некоторые приемы исследования методом условных рефлексов процессов отвращения и обобщения у больных с афазией. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Кок Е. П. О нарушении отвращения и называния цвета при некоторых очаговых поражениях мозга. Докл. Акад. мед. наук РСФСР, № 4.

Кок Е. П. Отвлечения и обобщения у больных с моторной и сенсорной афазией. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конф. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Кок Е. П. Патофизиологические механизмы нарушения отвращения признака величины при синдроме нижне-теменного поражения доминантного полушария. Конфер. по вопр. патофизиол. высш. нервн. деят. человека применительно к задачам психиатр. и нервн. клиник, Тез. докл., М.

Кок Е. П. Расстройства отвращения и называния признака величины, направления движения и взаимоотношения предметов при нижнетеменном поражении доминантного полушария. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конф. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Кок Е. П. и Н. А. Крышова. Соотношение динамики высшей нервной деятельности и непостоянства речевых дефектов при афазии. (К обоснованию некоторых лечебных мероприятий). Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Коновалов М. Н. и Н. А. Крышова. Динамика сосудистых рефлексов и клинической картины в процессе лечения углекислым висмутом некоторых органических заболеваний нервной системы. Сб. «Современные вопросы неврологии и патологии» (Сб. научн. работ, посвящ. 70-летию со дня рожд. акад. А. Д. Сперанского), М.

Краевский Я. М. Лечение органических заболеваний нервной системы удлинненным сном. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Краевский Я. М. О защитных (мигательных) рефлексах при дизэнцефалитах. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нервн. деят., Тез. и рефер. докл., в. 1, Л.

Краевский Я. М. Особенности клиники и нейродинамики при некоторых инфекционных дизэнцефалитах. Журн. невропатол. и психиатрии, т. LVIII, в. 4.

Кротова М. М., М. А. Жилинская. О сердечно-сосудистых нарушениях при неврозах. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН СССР и Инст. физиол. АН СССР им. И. П. Павлова, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

Крышова Н. А. Вынужденная перевязка сонной артерии с последующим нарушением кровоснабжения мозга. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН СССР и Инст.

физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.

Крышова Н. А. Изучение афазических нарушений в нервной клинике. Патогенез, исследование и лечение. Восемнадц. совещ. по пробл. высш. нерв. деят., Тез. и рефер. докл., в. I, Л.

Крышова Н. А. Патофизиологические механизмы нарушения речи при афазии и приемы восстановления. Конфер. по вопр. патофизиол. высш. нервн. деят. человека применительно к задачам психиатр. и нервн. клиник, Тез. докл., М.

Крышова Н. А. Речевые нарушения и их динамика при сосудистых нарушениях. Всероссийск. научн. конфер. невропатол. и психиатров, Тез. докл., Горький.

Первов Л. Г. Изучение высшей нервной деятельности и типа нервной системы при истерии с помощью трех экспериментальных методик. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Первов Л. Г. Комплексное исследование высшей нервной деятельности больных истерией (с включением новых приемов исследования). Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Первов Л. Г. Особенности нарушения высшей нервной деятельности у больных истерией. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 5.

Рудакова Т. А. К патофизиологическому анализу фантомной боли ампутированных. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Смирнов В. М. Динамика условных речевых и графических реакций у больных с афазией. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Смирнов В. М. О патофизиологических механизмах некоторых афатических синдромов. Материалы Ленингр. зональн. психолог. конфер., Л.

Толстова Т. И. Влияние малых доз тетридина на больных невротизмами. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Шейкина Т. А. О динамике условнорефлекторной деятельности больных с повышенным мышечным тонусом при лечении их курареподобными препаратами. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конфер. молод. научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].

Психиатрический сектор

Ильин И. И. Влияние пищевых раздражителей на количество лейкоцитов у людей. Сообщение I. Значение различных видов пищи для характеристики условного и сложнорефлекторного пищевого лейкоцитоза. Бюлл. экспер. биол. и медик., т. XLVI, № 7.

Ильин И. И. Влияние пищевых раздражителей на количество лейкоцитов у людей. Сообщение II. О зависимости условного и сложнорефлекторного пищевого лейкоцитоза от состояния пищевой возбудимости и исходного уровня лейкоцитоза. Бюлл. экспер. биол. и медик., т. XLVI, № 9.

Ильин И. И. О некоторых особенностях условного и сложного условного и безусловного пищевого лейкоцитарного рефлекса у больных шизофренией. Конфер. по вопр. патофизиол. высш. нервн. деят. человека применительно к задачам психиатр. и нервн. клиник, Тез. докл., М.

Ильин И. И. О некоторых особенностях условнорефлекторных изменений состава крови у больных шизофренией и различными психозами при подкожных введениях кислорода. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Ильин И. И. и М. С. Дзюбенко. Влияние электросудорожной терапии на систему крови у больных шизофренией. Сообщение I. Характеристика безусловнорефлекторных изменений состава крови после электрошока. Сб. «Вопросы психиатрии и невропатологии» (Сб. трудов Ленингр. научн. общ. невропатол. и психиатр.), в. IV, Л.

Козлов Ю. Г. Влияние аминазина на основные процессы высшей нервной деятельности. Журн. высш. нервн. деят., т. VIII, в. 6.

Козлов Ю. Г. К патогенезу и клинике пресенильного психоза. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Липская Л. А. К вопросу о патогенезе реактивных психозов. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Липская Л. А. Некоторые данные клиники и патогенеза брукеллезных психозов. Сб. «Вопросы психиатрии и невропатологии» (Сб. трудов Ленингр. научн. общ. невропатол. и психиатр.), в. III, Л.

Старкова Т. Г. и И. И. Ильин. Иммунологические реакции при создании вакцинального противобрюшнотифозного иммунитета у больных с нарушениями высшей нервной деятельности. Сб. «Вопросы бактериологии, иммунологии и химиотерапии при кишечных инфекциях» (Сб. работ по клин.-экспер. исслед.), Л.

40 Труды Института физиологии. т. VIII

- Федоров В. К. Неврозы, психонатии и реактивные психозы. Медгиз, Л.
- Федоров В. К. Некоторые соображения о дальнейшей разработке психологии. Сб. «Некоторые вопросы физиологии, клиники и морфологии», Куйбышев.
- Федоров В. К. О патогенезе невротических нарушений при органических заболеваниях головного мозга. Юбил. конф., посвящ. 100-летию каф. психиатр. Военно-медиц. акад. (Тез. докл.), Л.
- Федоров В. К. Пути творческой разработки идей И. П. Павлова в психиатрии. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.
- Федоров В. К. и Л. С. Мучник. Патогенез и дифференциальная диагностика случаев психозов с инфекционной этиологией и затяжных инфекционных психозов. Всесоюз. научн. конф. невропатол. и психиатров, Тез. докл., Горький.

Хирургический сектор

- Зубкова Н. А. Явления компенсации в работе пищевого центра у лиц, перенесших операцию резекции желудка по поводу язвенной болезни. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.
- Мангина Д. В. К вопросу о характере моторики культи желудка после различных объемов резекции и ее взаимосвязь с моторикой отводящего колена подшитой к анастомозу петли тонкого кишечника. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.
- Мангина Д. В. Моторика желудка и химизм желудочного пищеварения после частичной резекции желудка. Сб. «Вопросы физиологии и патологии нервной системы» (Тр. конф. молод. научн. работ. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР), [Л.].
- Мангина Д. В. О зависимости химизма пищеварения в желудке от объемов резекции желудка. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.
- Сазонтов В. И. Опыт применения методики целебно охранительного торможения в хирургической практике. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Терапевтический сектор

- Беляева З. В. Химические факторы нервной возбудимости и их связь с вегетативными нарушениями у больных язвенной болезнью. Клинич. медиц., т. XXXVI, № 2.
- Беляева З. В. и К. Н. Семенова. О сочетанных формах гипертонической и язвенной болезней. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.
- Беляева З. В. и К. Н. Семенова. Особенности вегетативно-висцеральных изменений в различных стадиях гипертонической болезни. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.
- Ганелина И. Е. Дальнейшее исследование рефлекторных влияний с хеморецепторов желудочно-кишечного тракта на сердце. (Клинико-экспериментальное исследование). Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.
- Ганелина И. Е. К вопросу о роли интероцептивных рефлексов в клинике и патогенезе атеросклероза. Тр. XIV Всесоюз. съезда терапевтов, М.
- Ганелина И. Е. Рефлексы с хеморецепторов желудочно-кишечного тракта (по данным ЭКГ). Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. Научн. сессия Инст. кардиол. АН СССР и Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.
- Ганелина И. Е., Т. Д. Дзидзигури, М. А. Жилинская и Н. С. Лапг-Белоголова. О роли нарушений высшей нервной деятельности в обмене липидов. (Клинико-экспериментальные наблюдения). Терапевт. архив, т. XXX, в. 6.
- Ильинский Б. В. К патогенезу атеросклероза у больных гипертонической болезнью. Инст. клинич. и экспер. кардиол. им. М. Д. Цинамзгваришвили, Труды, V (Объед. научн. сессия Инст. кардиол. АН СССР и Инст. физиол. им. И. П. Павлова, АН СССР, посвящ. пробл. физиол. и патол. серд.-сосуд. сист.), Тбилиси.
- Ильинский Б. В. Липиды крови и атеросклероз. Vnitri lékarstvi, IV—7.
- Ильинский Б. В. О нарушениях обмена липидов при атеросклерозе и о мерах диетического воздействия на них. Тр. XIV Всесоюз. съезда терапевтов, М.
- Ильинский Б. В. Современные представления об атеросклерозе. Терапевт. архив, т. XXX, в. 6.
- Ильинский Б. В. (Выступление в прениях коронарной секции). Тр. XIV Всесоюз. съезда терапевтов, М.

Ильинский Б. В., П. Н. Александров, Л. М. Смирнова, Е. Т. Тарасенко и Е. Н. Петрова. Опыт применения бесхолестериновой диеты у больных атеросклерозом. Первая научн. сессия по вопросу «Проблема жира в питании» (Тез. докл. и сообщ.), Л.

Ильинский Б. В. и Н. С. Лапг-Белоголова. О значении исследования безусловных и условных сосудистых реакций для определения типа высшей нервной деятельности в клинике внутренних болезней. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Лапг-Белоголова Н. С. О роли типологических особенностей высшей нервной деятельности и функционального состояния центральной нервной системы в течение гипертонической болезни. Терапевт. архив, т. XXX, в. 6.

Семенова К. Н. и З. В. Беляева. Сравнительные данные эффективности лечения охранительным сонным торможением больных гипертонической и язвенной болезнью. Клинич. медиц., т. XXXVI, № 2.

Теплов С. И. Экспериментальная модель коронарной недостаточности и условнорефлекторное сужение венечных сосудов. Тр. XIV Всесоюзн. съезда терапевтов, М.

Группа по изучению вопросов биохимии питания

Буловская Л. Н. Некоторые процессы ацетилирования в организме человека в норме и при ряде заболеваний нервной системы. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, Л.

Буловская Л. Н. Процессы ацетилирования в организме человека в нормальных условиях, при некоторых органических заболеваниях нервной системы и при психозах. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Буловская Л. Н., С. А. Дмитриева, Л. И. Силина, А. М. Петрунькина. О правильном соотношении некоторых витаминов в пище и в витаминных препаратах. V научн. сессия Укр. научно-исслед. инст. питания (Тез. докл.), ч. I, Киев.

Дмитриева С. А. Балансы кальция и магния при различных формах нервных заболеваний. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Дмитриева С. А., А. М. Петрунькина и Л. И. Силина. О наиболее выгодных соотношениях некоторых витаминов группы В. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Силина Л. И. Валовый обмен фосфора у некоторых групп больных нервной клиники. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Силина Л. И. О содержании свободной и связанной форм витамина B₁ в крови больных неврозами и органическими поражениями нервной системы. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. VII.

Кабинет истории отечественной физиологии

Квасов Д. Г. и А. К. Федорова-Грот. Павел Юрьевич Ростовцев и оценка его научной деятельности И. П. Павловым. Физиол. журн. СССР, т. XLIV, № 1.

СОДЕРЖАНИЕ

Вопросы физиологии и патологии высшей нервной деятельности человека и животных	Стр.
В. В. Алякринский. О новом методическом приеме изучения физиологии и патологии речи	5
Г. В. Гершун. Современные данные исследования деятельности биологического звукового анализатора и наши задачи	18
Л. К. Данилова. Изменения кровяного давления у собак в опытах с условными пищевыми рефлексами на электрический ток	24
Е. Н. Дегтярь, А. Н. Знаменская и М. М. Кольцова. Физиологические механизмы некоторых форм обобщения у детей раннего возраста	35
В. А. Кисляков. Изменение установочных реакций у собак при разрушении вестибулярного аппарата и экстирпации двигательной области коры головного мозга	39
Э. П. Кокорина. Особенности рефлекса молокоотдачи у коров с различной силой корковых нервных процессов	46
И. И. Короткий и М. М. Сулова. Динамика кортикальных процессов при внушении на заданный срок	51
В. К. Красуский. Материалы к физиологической характеристике типов нервной системы	60
Н. Я. Липатова и Ф. П. Майоров. Изучение влияния общего рентгеновского облучения на высшую нервную деятельность собак	70
А. И. Маренина. Электрофизиологическое исследование условных и безусловных рефлексов при разных фазах гипноза у человека	77
В. Б. Савватеев. О суточной динамике условных рефлексов у собак	81
Н. А. Шустин. Дифференцирование условных проприоцептивных раздражителей после двустороннего удаления лобных долей и других корковых зон	88

Вопросы сравнительной физиологии
высшей нервной деятельности

А. В. Бару, О. П. Болотина, Н. А. Красуская, Е. В. Лукина, Б. В. Павлов, Н. В. Праздникова, В. И. Сафьянц и Д. А. Чебыкин. Материалы по изучению динамики условнорефлекторной деятельности представителей некоторых классов позвоночных	
А. В. Бару, О. В. Малиновский, Н. П. Овчинникова, Н. В. Праздникова и В. В. Черномордикова. Двигательные пищевые условные рефлексы на цепи раздражителей у некоторых позвоночных	
А. В. Бару и Д. К. Сайдашева. К вопросу о влиянии величины пищевого подкрепления на количество условных рефлексов в опыте у кроликов	
Н. А. Красуская и Л. А. Фирсов. Динамика следовых условных рефлексов у павианов гамадрилов на фоне циклических изменений в половой сфере	
Л. В. Лобанова. К вопросу о роли головного мозга в функции размножения у животных. Сообщение 1. Наблюдения над собаками-самками, лишенными дистантных рецепторов	

М. Е. Лобашев. Биология условного рефлекса	133
Е. В. Лукина. Динамика пищевых условных рефлексов у птиц в различные фазы репродуктивного цикла	142
Ф. П. Майоров и Л. А. Фирсов. Образование двигательных условных рефлексов у человекообразных обезьян (шимпанзе) на речевые звукокомплексы	150
И. А. Никитина. О тренировке подвижности нервных процессов у медоносной пчелы	157
Г. А. Образцова и Викт. К. Федоров. Влияние выключения зрительного рецептора в ряде поколений на условнорефлекторную деятельность мышей	165
А. В. Погребкова. Регуляция дыхания у щенков в различные возрастные периоды после одновременного выключения дистантных рецепторов	172
В. В. Пономаренко. Изучение индивидуальных и породных особенностей высшей нервной деятельности у кур	179
Н. В. Праздникова. Условнорефлекторная деятельность рыб при многократном применении в опыте одного и того же раздражителя	186
А. Д. Слоним. Некоторые итоги эколого-физиологических исследований	194
И. Т. Улбаев. О вестибулярно-двигательных условных рефлексах у нормальных и лабиринтированных кроликов	207
Е. Г. Чеснокова. Условные рефлексы у пчел на цепи зрительных раздражителей	214

Вопросы кортико-висцеральной физиологии и патологии

В. Л. Балакшина. О соотношении условного и безусловного рефлексов в деятельности почки при невротическом состоянии у собак	223
И. Ф. Баранова. Функциональные взаимоотношения между высшими отделами центральной нервной системы и околощитовидными железами	228
М. Ф. Беловицкая. О содержании инсулина в периферической крови в условиях изменения пути его поступления в воротную вену	236
И. Е. Ганелина, Н. Г. Зимовая, О. Б. Ильинский, В. А. Лебедева, В. К. Мартынюк, О. С. Меркулова, С. С. Мусящикова, И. П. Мягкая, Л. И. Осадчий, Т. В. Попова, И. С. Серебренников, З. И. Тютрюмова, В. А. Черниченко и А. Я. Ярошевский. Интероцептивный компонент в механизме развития некоторых патологических состояний	240
И. М. Горбунова и Н. А. Рокотова. К анализу механизмов повреждения условнорефлекторной функции центральной нервной системы при действии ионизирующего излучения	254
И. Т. Курцин. О природе волнообразности вегетативных расстройств при экспериментальном неврозе	261
Л. И. Лебедева. Динамика сигнализаций с матки в различных стадиях полового цикла у собак	268
Д. В. Мангина. Влияние экстирпации участков переднего отдела коры головного мозга на функции интактного и частично резецированного желудка при пробе фармакологическими веществами	273
Е. М. Матросова и О. В. Солодкина. Регистрация моторики изолированных желудочков из малой и большой кривизны как метод анализа двигательной деятельности желудка	281
М. И. Митюшов. Изменение высшей нервной деятельности собак в зависимости от уровня сахара крови в норме и при диабете	290
В. В. Николаев. Газообмен при патологии высшей нервной деятельности у собак сильного и слабого типов нервной системы	297
А. А. Рогов. К некоторым итогам исследований сосудистых условных и безусловных рефлексов	303
И. М. Соколова. Роль высших отделов центральной нервной системы, возрастного фактора и половых гормонов в патогенезе экспериментального (аллоксанового) диабета	312
А. В. Соловьев. Некоторые новые данные по нервной регуляции работы пищеварительных органов	321

Т. С. Сотниченко. Сосудистые и пищевые условные рефлексы после кастрации	328
В. С. Шевелева. Функциональное состояние различных отделов нервной системы при болевой травме и при лучевом поражении	336
Вопросы физиологии периферической и центральной нервных систем	
Э. Ш. Айрапетьянц, Л. И. Лебедева и И. М. Фельбербаум. О зависимости эффекта гормональных воздействий от состояния возбудимости центральной нервной системы	351
Н. А. Барышников. Регуляция секреторной и моторной деятельности молочной железы	358
Л. Л. Васильев. Адаптация и сенсibilизация нервных образований в процессе развития в них парабноза	368
Н. А. Галицкая. Изменения функциональных свойств поперечнополосатых мышц и атрофии при перерезках спинного мозга на различных уровнях	377
М. П. Мартыненко. Уровень кальция крови и реакция на адреналин мигательной перепонки кошек	385
Е. Г. Петрова. Электрофизиологическая характеристика эфферентной и афферентной импульсаций в усиливающем нерве сердца	388
Ю. Л. Пинес. Сравнительная электрофизиологическая и функциональная характеристика относительно медленных и быстрых колебаний потенциалов афферентных импульсов в нервах почки	395
А. А. Скворцова и И. И. Хренов. Некоторые особенности основного обмена и специфического динамического действия корма у крупного рогатого скота	404
А. М. Скоробогатова. Влияние ионизированного воздуха на артериальное давление у животных с перекрестным кровообращением при ваготомии дыхательных путей	411
Вопросы фармакологии высшей нервной деятельности	
Т. М. Кучеренко. Влияние диэтиламинометил-кофеина на условнорефлекторную деятельность собак	421
Н. С. Софронов. Изменения высшей нервной деятельности у собаки при различных дозах квинтала (ноктала)	426
Н. С. Софронов и Г. И. Цобкалло. Изменения высшей нервной деятельности у собак при хроническом применении барбитала	433
Г. И. Цобкалло. Результаты фармакологических исследований, выполненных методом условных рефлексов	441
Вопросы клинической физиологии	
А. С. Безуглая. Содержание рибофлавина в крови у некоторых групп больных неврозами и психозами	453
М. А. Жилинская. Нарушение дыхательного ритма у больных неврозами	457
Б. В. Ильинский. О роли нервной системы в возникновении и течении атеросклероза	464
Ю. Г. Козлов. К терапии больных пресенильным психозом	476
Е. П. Кок. О нарушении отвращения и пазывания цвета при некоторых очаговых поражениях мозга	479
Л. А. Липская. К вопросу о клинко-экспериментальном исследовании эмоциональной сферы больных с реактивным психозом	85
В. К. Федоров. Патология корковой деятельности при органических заболеваниях головного мозга с невротическими и психопатическими нарушениями	491
Вопросы биохимии нервной системы	
М. Н. Баранов. Обмен некоторых фосфорных соединений в различных слоях головного мозга	501
В. Н. Борсук. Фосфорный обмен у коров в различные периоды лактации	509

Л. Н. Буловская, С. А. Дмитриева, А. М. Петрунькина и Л. И. Силина. О влиянии нагрузки никотиновой кислотой на содержание общей никотиновой кислоты в крови человека	515
Н. В. Веселкин и Б. Г. Гордон. Изменение азотистого обмена в мозге при нарушенной деятельности печени	520
Г. Е. Владимиров. Отражение энергетического и пластического обмена в обновлении биохимического субстрата нервной ткани	526
С. В. Гастева, О. В. Малиновский, Л. Ф. Помазанская, И. Н. Улыбина и Д. А. Четвериков. Влияние ионизирующей радиации на некоторые стороны фосфорного обмена мозга	533
Е. М. Крепс. Новые данные по эволюции фосфорного обмена мозга	543
А. М. Петрунькина. Определение никотиновой кислоты в малых количествах крови с помощью кварцевого спектрофотометра СФ-4.	549

Вопросы морфологии нервной системы

А. С. Ионтов. Об особом виде волокон, вступающих в кору мозжечка	559
Е. И. Калинина. Соотносительный гистогенез некоторых звеньев обонятельной рефлекторной дуги кролика	565
Н. Г. Колосов. Рецепторные нейроны в вегетативной нервной системе	575
А. Я. Хабарова. О строении афферентных сплетений в сердце человека и животных	589
Хроника	601

**Труды института физиологии
им. И. П. Павлова Академии наук СССР
т. VIII**

Вопросы физиологии и патологии нервной системы

*

*Утверждено к печати
Институтом физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Э. А. Васильева*
Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *Г. А. Аухимович, Н. Ф. Виноградова и И. С. Дементьева*

*

Сдано в набор 8.X 1959 г. Подписано к печати 17/XII
1959 г. РИПО АН СССР № 113—51В. Формат бумаги
 $70 \times 108\frac{1}{16}$. Бум. л. $19\frac{3}{16}$. Печ. л. $39\frac{3}{8} = 54.28$ усл. печ.
л. + 1 вкл. Уч.-изд. л. 50.49 + 1 вкл. (0.05). Изд. № 955.
Тип. зак. № 353. М-56194. Тираж 1500.
Цена 36 р. 40 к.

Ленинградское отделение Изд. АН СССР
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-й тип. Изд. АН СССР, Ленинград, В-34,
9 линия, д. 12

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

<i>Страница</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Должно быть</i>
45	2 и 3 сверху	Андр и анов	Адрианов
107	4 сверху	В. В. Черномор- дикова	В. В. Черномор- ди к ов
206	1 »	ос л яков	Рос л яков
271	15 снизу	на	не
336	2 снизу	ни т еро-	ин т еро-
422	Заголовок к табл. 1	5 мг/кг	5 мг/кг в опыте 423
431	24 снизу	2,5 и 10 мг/кг	2, 5 и 10 мг/кг
433	15 »	2,5 и 10 мг/кг	2, 5 и 10 мг/кг
439	1 »	2,5 и 10 мг/кг	2, 5 и 10 мг/кг
443	Дополнение в подпись к рис. 2: <i>а</i> — звонок; <i>б</i> — свег; <i>в</i> — тон; <i>г</i> — шум; <i>д</i> — тон +; <i>е</i> — звонок.		

Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, том VIII